ISSN 0006–8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

5

МАЙ

„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 582.2

© 1991 г.

А. Г. Десницкий

МЕХАНИЗМЫ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ОНТОГЕНЕЗА РОДА *VOLVOX (CHLOROPHYTA, VOLVOCALES)*

A. G. DESNIZKY. MECHANISMS AND EVOLUTIONARY ASPECTS OF ONTOGENY OF THE CENUS *VOLVOX (CHLOROPHYTA, VOLVOCALES)*

В обзоре рассмотрены циклы развития у различных видов вольвокса. Главное внимание уделено особенностям клеточных делений в ходе бесполого размножения, механизмам дифференциации на соматические клетки и гонидии, процессу инверсии молодых ценобиев и закономерностям половой дифференциации. Кратко рассмотрена таксономия рода *Volvox*. На основании литературных и собственных данных анализируются клеточные и молекулярные механизмы эволюции онтогенеза у вольвокса.

Вольвокс — колониальный (ценобиальный) представитель зеленых водорослей — дает возможность изучать развитие в системе, состоящей из двух типов клеток — соматических и репродуктивных. Этот организм имеет вид полого шара или эллипсоида диаметром до 3 мм, на периферии которого находится несколько сотен или тысяч клеток, заключенных в прозрачный гликопротеиновый матрикс. Несмотря на относительную простоту организации вольвокса, исследователи сталкиваются здесь с целым рядом явлений и процессов, интересных для современной биологии развития: делениями гонидий, сегрегацией клеточных линий, морфогенезом, половыми феромонами, контролирующими дифференциацию клеток, и т. д.

В первой половине XX в. развитие вольвокса изучали на материале, взятом непосредственно из природных популяций. Проведение долгосрочных и многоплановых исследований на клональных культурах началось примерно 25 лет назад, когда были открыты закономерности половой дифференциации у вольвокса. С этого времени вольвокс стал модельным объектом биологии развития. Его онтогенез изучают с использованием морфологических, биохимических и генетических методов (см. обзоры: Kochert, 1975; Jaenicke, Gilles, 1985; Kirk, Harper, 1986). Однако основное внимание уделяется только одному виду — *Volvox carteri* Stein. В настоящем обзоре рассмотрены также и другие представители рода *Volvox*, развитие которых, впрочем, изучено в меньшей степени. На основании собственных и литературных данных удалось по-новому сформулировать закономерности эволюции онтогенеза у вольвокса.

Таксономия рода *Volvox* (L.) Ehr.

Volvox известен науке с 1700 г. Однако на протяжении XVIII и XIX столетий было описано лишь 4 вида вольвокса. В начале XX в. было обнарўжено еще свыше 10 новых видов (Powers, 1908, Shaw, 1916, 1919, и др.). Любопытно отметить, что при этом в качестве таксономических критериев часто использовали некоторые особенности онтогенеза. W. R. Shaw (1916, 1919, 1922a—c) на основа-

нии существенных особенностей морфологии и развития у разных видов разделил род *Volvox* на 6 самостоятельных родов, предполагая, однако, их близость в филогенетическом отношении (дивергентная эволюция). Примерно тогда же была высказана (хотя и в самой общей, неконкретной форме) принципиально иная точка зрения (Fritsch, 1929), согласно которой *Volvox* является гетерогенной, сборной группой, а не одним или несколькими филогенетически близкими родами. Таким образом, предполагались по меньшей мере две линии параллельной эволюции вольвокса, ведущие свое начало от разных одноклеточных предков — *Chlamydomonas* Ehr. и *Haematococcus* Ag. et Flot. Однако эта точка зрения не получила поддержки у исследователей, работавших с вольвоксом. Исключением является статья H. J. Hoops (1984), который на основании сопоставления особенностей ультраструктуры жгутикового аппарата у *Volvox carteri* f. *nagariensis* Iyengar и *V. rousseletii* West допускает, правда в очень осторожной форме, возможность полифилетического происхождения вольвокса.

Напротив, вывод о том, что все виды вольвокса близки в эволюционном отношении, получил существенное развитие. Новые таксоны, предложенные Shaw (1916, 1919, 1922а—с), были впоследствии низведены до ранга секций единого рода *Volvox*. Согласно классификации G. M. Smith (1944), род *Volvox* включает 4 секции, объединяющие 18 видов. Главные признаки для отнесения вида к той или иной секции — наличие или отсутствие плазмодесм между клетками, образующими ценобий (и также толщина плазмодесм), размер бесполых репродуктивных клеток (гонидий) перед началом серии делений и структура внеклеточного матрикса. Современные исследователи (см., например, Starr, 1970а; Kirk et al., 1986; Nozaki, 1988) в целом признают эту классификацию и используют ее, хотя в представлении Smith (1944) о структуре и особенностях внеклеточного матрикса у разных видов вольвокса внесены существенные уточнения и дополнения (Kirk et al., 1986), а по мнению R. C. Starr (1970а), размер гонидий перед началом делений не может считаться решающим критерием для отнесения вида к той или иной секции. Приведенный ниже перечень секций и видов вольвокса отличается от сводки Smith (1944) только тем, что добавлен новый вид *V. pocockiae* (Starr, 1970а) и исключен *V. weismannia* Powers, который теперь рассматривают как *V. carteri* f. *weismannia* (Powers) Iyengar (см., например, Starr, 1970b).

Секция *Merrillosphaera* (Shaw) Printz включает 7 видов: *V. africanus* West, *V. carteri* Stein, *V. gigas* Pocock, *V. obversus* (Shaw) Printz, *V. powersii* (Shaw) Printz, *V. spermatosphaera* Powers и *V. tertius* Meyer. Для всех членов этой секции характерно отсутствие плазмодесм во взрослых ценобиях. Гонидии перед началом делений вырастают до относительно крупных размеров — диам. свыше 30 мкм. Следует отметить, что наиболее изученный вид *V. carteri* подразделяют на 6 внутривидовых таксонов (см.: Nozaki, 1988).

Секция *Janetosphaera* (Shaw) Printz включает 2 вида с тонкими плазмодесмами: *V. aureus* Ehr. и *V. pocockiae* Starr. Первый имеет гонидии относительно небольшого размера (диам. до 18—25 мкм), тогда как у второго гонидии перед началом делений достигают диам. 60 мкм. В этом отношении *V. pocockiae* сходен с видами секции *Merrillosphaera*. Однако по структуре внеклеточного матрикса он сходен с *V. aureus*, что и явилось (наряду с данными по плазмодесмам) решающим аргументом для описания *V. pocockiae* как второго вида секции *Janetosphaera* (см.: Starr, 1970а).

Секция *Copelandosphaera* (Shaw) Printz состоит только из 1 вида *V. dissipatrix* (Shaw) Printz. Для него характерны очень тонкие плазмодесмы и максимальный диаметр гонидий 15—20 мкм. *V. dissipatrix* резко отличается от видов секции *Janetosphaera* по структуре внеклеточного матрикса.

Секция *Euvolvox* Printz включает 8 видов — *V. amboensis* Rich et Pocock, *V. barberi* Shaw, *V. capensis* Rich et Pocock, *V. globator* (L.) Ehr., *V. merrillii* Shaw, *V. perglobator* Powers, *V. prolificus* Iyengar и *V. rousseletii* West. Для всех членов этой секции характерны очень толстые плазмодесмы и небольшой диаметр зрелых гонидий (до 15 мкм).

Необходимо кратко остановиться на эволюционных взаимоотношениях между разными видами вольвокса. В литературе наиболее четко сформулированы мысли об эволюционном положении нескольких видов секции *Merrillosphaera*. Так, на основании некоторых особенностей морфологии и развития ценобиев самыми примитивными представителями рода *Volvox* в целом считаются *V. powersii* и *V. gigas*, обнаруживающие ряд сходных признаков с *Pleodorina californica* Shaw — более примитивным представителем сем. *Volvocaceae* (Cave, Pocock, 1951; Vande Berg, Starr, 1971). Напротив, *V. carteri* и *V. obversus* рассматривают как эволюционно продвинутые виды (Karn et al., 1974). Основанием для данного предположения является то, что у этих двух видов дифференциация на презумптивные соматические клетки и гонидии происходит на более ранних этапах онтогенеза, чем у остальных видов вольвокса (см. раздел о механизмах дифференциации клеточных типов).

Определенную ценность могли бы представлять сведения по гаплоидным хромосомным числам, которые известны для 15 видов вольвокса (Cave, Pocock, 1951; Patel, 1978; Coleman, 1979). Самый интересный факт состоит в том, что секция *Euvolvox* резко отличается от остальных секций. Так, все из изученных видов секции *Euvolvox* имеют по 5 хромосом; для секции *Merrillosphaera* характерны 13—16 хромосом; виды секции Janetosphaera имеют 12—14 хромосом; секция *Copelandosphaera* характеризуется 12 хромосомами. 40 лет назад (Cave, Pocock, 1951) было высказано предположение, что у рода *Volvox* наблюдается уменьшение числа хромосом (при одновременном увеличении их размера) от наиболее примитивных (*V. powersii, V. gigas*) к наиболее высокоорганизованным видам (секция *Euvolvox*). Однако данные по хромосомным числам сами по себе, по-видимому, не способны полностью исключить и принципиальную возможность независимого происхождения секции *Euvolvox*.

В современной эволюционной протистологии для выяснения филогенетического положения организмов используют данные по секвенированию (определению последовательности нуклеотидов) рРНК из малой субъединицы рибосомы. Недавно на основании анализа рРНК, выделенных из клеток *V. carteri* f. *nagariensis* и *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., было доказано близкое эволюционное родство этих водорослей (Rausch et al., 1989). К сожалению, до сих пор нет данных по секвенированию рРНК у других видов вольвокса.

Бесполый цикл развития

Общая характеристика, регуляция клеточных делений. Бесполый цикл развития вольвокса длится несколько суток (в зависимости от условий культивирования) и включает рост и деления гонидий, инверсию и рост молодых ценобиев внутри родительского, освобождение из него и т. д. В пределах рода *Volvox* обычно выделяются два основных типа бесполого развития (Starr, 1970b; Kochert, 1975). У представителей одной группы, а именно у *V. carteri, V. gigas, V. tertius* и всех других членов секции *Merrillosphaera*, а также у *V. pocockiae* (одного из двух видов секции *Janetosphaera*) гонидии в результате продолжительного периода роста достигают перед началом серии делений весьма крупных размеров (см. раздел о таксономии рода *Volvox*). В периоде деления гонидий нет клеточного роста. Интервал между двумя последовательными делениями у *V. carteri* составляет 50—60 мин (в пределах температур 20—30 °С). У представителей другой группы, к которой относятся все остальные виды вольвокса (*V. aureus, V. dissipatrix, V. globator, V. rousseletii* и др.), зрелые гонидии имеют относительно мелкие размеры, поскольку период роста гораздо короче. В продолжительном интервале между последовательными делениями (у *V. aureus* он занимает около 4 ч) клетки растут.

С этими особенностями разных типов бесполого развития хорошо согласуются биохимические исследования, проведенные на двух видах вольвокса. У *V. carteri* РНК и белки наиболее активно синтезируются во время роста гонидий. В периоде деления гонидий скорость процессов транскрипции и трансляции существенно ослабевает (Kochert, 1975; Kirk, Harper, 1986). Напротив, у *V. aureus* РНК синтезируется с максимальной интенсивностью в гонидиях, претерпевающих серию делений (Tucker, Darden, 1972.

Результаты изучения влияния света и темноты на ход делений гонидий у *V. aureus* и *V. carteri* f. *nagariensis* (Десницкий, 1984а, 1985а) тоже соответствуют уже известным данным об этих двух видах. Оказалось, что в условиях культуры при суточном свето-темновом режиме 16 : 8 ч гонидии *V. carteri* f. *nagariensis* начинают делиться в течение ограниченной части второй половины светового периода, и для протекания уже начавшейся серии делений свет не требуется. Напротив, у *V. aureus* инициация делений происходит в начале светового периода, а после помещения ценобиев с 2—4-клеточными гонидиями в темноту деления клеток прекращаются. В этих же работах (Десницкий, 1984а, 1985а) были получены некоторые новые данные о развитии редкого и малоизученного вида *V. tertius*. Оказалось, что у него интервалы между последовательными делениями гонидий весьма длительные — около 3 ч; для протекания серии делений необходим свет; инициация делений происходит в начале светового периода. Таким образом, несмотря на наличие крупных гонидий, делящихся без клеточного роста (как у *V. carteri*), в отношении скорости и свето-темновой регуляции делений клеток *V. tertius* сходен с *V. aureus*.

Исследования влияния различных ингибиторов на деления гонидий у *V. aureus, V. carteri* f. *nagariensis* и *V. tertius* также показывают, что каждый из трех видов вольвокса характеризуется своеобразием репродукции клеток в ходе бесполого размножения (Десницкий, 1985б, 1986, 1987, 1990). В этих работах были использованы аминоптерин (ингибитор синтеза предшественников ДНК), актиномицин D (ингибитор синтеза РНК), стептомицин и циклогексимид (ингибиторы белкового синтеза соответственно на 70S рибосомах клеточных органелл и 80S циторибосомах). Было показано, что деления гонидий у *V. aureus* очень чувствительны к действию всех этих ингибиторов по сравнению с *V. carteri* f. *nagariensis*. Деления гонидий у *V. tertius* характеризуются значительной устойчивостью к действию актиномицина D, стрептомицина и циклогексимида (сходно с *V. carteri*), однако они весьма чувствительны к действию аминоптерина (сходно с *V. aureus*).

Таким образом, степень чувствительности (устойчивости) клеточного деления в гонидиях у разных видов вольвокса к действию ингибиторов транскрипции и трансляции, по-видимому, зависит от наличия или отсутствия роста клеток в интервалах между последовательными делениями. Однако эффект, который производит ингибитор синтеза предшественников ДНК, вероятно, прежде всего зависит от скорости делений. Высокая устойчивость к воздействию ингибитора коррелирует в данном случае с быстрым темпом деления, а не с отсутствием клеточного роста.

Механизмы дифференциации клеточных типов. У большинства видов вольвокса гонидии становятся морфологически отличимыми от соматических клеток через некоторое время после инверсии (например, *V. aureus, V. tertius*) либо после освобождения молодого ценобия из родительского (*V. powersii*). Однако у двух видов (*V. carteri* и *V. obversus*) дифференциация на презумптивные соматические и репродуктивные клетки происходит в период делений в гонидиях (Smith, 1944; Starr, 1970b; Karn et al., 1974). Механизмы дифференциации изучали только у *V. carteri*. У формирующегося молодого ценобия *V. carteri* f. *nagariensis* в процессе перехода от 32-клеточной стадии к 64-клеточной передние 16 клеток подвергаются неравному (асимметричному) делению на 16 крупных зачатков гонидий и 16 мелких клеток. Последние (так же как и клетки из задней части молодого ценобия) дают начало соматическим клеткам. Развитие *V. carteri* f. *weismannia* отличается тем, что дифференцирующее деление происходит несколько раньше — при переходе от 16-клеточной стадии к 32-клеточной.

Опыты по облучению гонидий *V. carteri* f. *weismannia* ультрафиолетом дали основания предполагать, что сегрегация линий соматических и репродуктивных клеток происходит вследствие неравномерного распределения каких-то морфогенетических детерминантов в цитоплазме зрелого гонидия (Kochert, 1975). С одной стороны, это сходно с результатами опытов на яйцеклетках различных животных, у которых доказано существование так называемой «зародышевой плазмы», необходимой для развития репродуктивных клеток (Дэвидсон, 1972). С другой стороны, впоследствии неоднократно предлагались различные варианты гипотетической модели, согласно которой у *V. carteri* f. *nagariensis* в контроль процесса деления гонидий (и в том числе в формирование зачатков гонидий следующей генерации) вовлечены мембранные белки, обусловливающие межклеточные контакты (Sumper, 1979; Jaenicke, Gilles, 1985).

Около 20 лет назад (Starr, 1970b) были изолированы мутантные линии *V. carteri* f. *nagariensis*, у которых после формирования типичного бесполого ценобия соматические клетки, сначала нормально выполнявшие свои функции, затем увеличивались в размерах, редифференцировались в гонидии, претерпевали серию делений и давали начало новым ценобиям. В течение последних лет эта группа мутаций, получивших название reg (somatic regenerator), стала предметом специального изучения (Huskey, Griffin, 1979; Kirk et al., 1987; Kirk. 1988, и др.). В частности, было показано, что локус regA активен в соматических клетках, которые претерпевают терминальную дифференциацию, старение и смерть, но не экспрессируется в гонидиях. Данные по термочувствительным reg^--мутантам предполагают, что локус regA кодирует белок, который оказывает свое действие непосредственно после того, как в ходе серии последовательных делений сформировались презумптивные соматические клетки. По-видимому, функция этого белка (продукта $regA^+$) состоит в том, чтобы действовать как негативный регулятор, который предотвращает соматические клетки дикого типа от редифференциации в гонидии.

Недавно были описаны еще две категории мутаций, которые также вызывают нарушение «разделения труда» между соматическими клетками и гонидиями у *V. carteri* f. *nagariensis* (Kirk, Harper, 1986; Kirk, 1988). У мутантов gls^- не происходит асимметричное деление и, следовательно, не формируются гонидии; образуются ценобии, состоящие только из соматических клеток. Такие мутации, разумеется, летальны (за исключением случаев, когда они происходят на фоне $regA^-$). У двойного мутанта $gls^-/regA^-$ нет асимметричного деления; все клетки сначала соматические, а затем репродуктивные, что напоминает примитивные колониальные организмы сем. *Volvocaceae* (например, *Eudorina* Ehr.). Наконец, группа мутаций lag является в определенном смысле противоположной мутациям reg. У линий lag^- асимметричное деление проходит нормально, однако зачатки гонидий не способны в надлежащее время прекратить деление; после завершения периода делений они вначале дифференцируются как крупные соматические клетки, а затем редифференцируются как гонидии. В ходе нормального развития локус lag, по-видимому, экспрессируется в зачатках гонидий, но неактивен в презумптивных соматических клетках.

В будущем, несомненно, удастся идентифицировать и другие локусы, участвующие в программировании дихотомической дифференциации клеток у вольвокса. Тем не менее на основании уже имеющихся генетических данных была предпринята попытка построить формальную модель становления многоклеточности (Kirk, 1988). Предполагается, что появление в геноме вольвоксовых водорослей 3 локусов (regA, gls и lag) стало необходимой предпосылкой для эволюции от колониального состояния с плюрипотентными клетками к истинно многоклеточному состоянию с разделением труда между двумя специализированными типами клеток.

Механизм инверсии. В процессе инверсии полый сферический ценобий вольвокса выворачивается наизнанку через фиалопор — небольшое отверстие на переднем полюсе. Инверсия была открыта в начале XX в., однако ее механизм был выяснен сравнительно недавно (Viamontes, Kirk, 1977). У *V. carteri* f. *nagariensis* инверсия начинается через 30—60 мин после завершения серии делений и протекает примерно за 45 мин. Первым событием является изменение формы всех презумптивных соматических клеток, которые соединены плазмодесмами, из грушевидной в веретеновидную. Затем клетки вокруг фиалопора приобретают бутылковидную форму с длинными тонкими отростками, смотрящими наружу. Одновременно плазмодесмы перемещаются от средней части бутылковидных клеток к кончикам отростков. По-видимому, вследствие этого возникает механическое напряжение, которое разрешается посредством выворачивания губ фиалопора наружу. На срезе группа бутылковидных клеток напоминает расткрытый веер, в центре которого находятся кончики клеточных отростков, тесно связанные вместе. Далее выворачивание продолжается, поскольку такое же изменение клеточной формы из веретеновидной в бутылковидную (с одновременной миграцией плазмодесм) происходит у клеток, занимающих более дистальное положение по отношению к фиалопору. В то же время более проксимальные клетки превращаются после прохождения района наибольшего искривления из бутылковидных в цилиндрические. К тому моменту, когда волна изменений формы клеток достигает противоположного полюса, весь ценобий выворачивается наизнанку.

Работы, выполненные на *V. aureus* (Kelland, 1977) и *V. tertius* (Ireland, Hawkins, 1981), в основном согласуются с рассмотренными выше данными, но показывают, что в деталях инверсии у разных видов вольвокса возможны некоторые отличия.

Закономерности половой дифференциации

Различные виды вольвокса могут быть двудомными или однодомными, гетероталличными или гомоталличными (Smith, 1944; Starr, 1970b). Так, *V. carteri*, *V. gigas* и *V. rousseletii* являются двудомными и гетероталличными *V. aureus*, *V. powersii* и *V. tertius* также являются двудомными, но гомоталличными. В качестве примера однодомного гомоталличного вида можно привести *V. capensis* или *V. globator*.

Перейдем к рассмотрению закономерностей регуляции половой дифференциации у *V. carteri* f. *nagariensis* (Starr, 1970b). Развитие женского ценобия отличается от развития бесполого ценобия только тем, что деление, дифференцирующее линии соматических и репродуктивных клеток, происходит не при переходе от 32-клеточной стадии к 64-клеточной, а при переходе от 64-клеточной стадии к 128-клеточной. Неравно делятся не только все клетки из передней половины молодого ценобия, но и некоторые из задней половины. Так образуются 35—45 молодых оогониальных клеток, которые затем растут (но не делятся). В итоге формируется такое же число яйцеклеток, имеющих несколько меньшие размеры, чем гонидии. В остальном женский ценобий ничем не отличается от бесполого — оба типа обычно имеют по 2—4 тыс. соматических клеток. В отличие от них мужской ценобий характеризуется карликовыми размерами. Он состоит из 512 клеток — 256 соматических и такого же числа андрогонидий. Девятое (последнее) клеточное деление является дифференцирующим. После инверсии молодого мужского ценобия андрогонидии увеличиваются в размерах и в результате серии делений формируют пакеты двужгутиковых сперматозоидов, состоящих из 64—128 клеток. Затем эти пакеты освобождаются из мужского ценобия и дезинтегрируют на отдельные сперматозоиды. Фильтрат культуральной среды, в которой плавают сперматозоиды, способен индуцировать формирование новых половых ценобиев как в женском, так и в мужском клонах, размножавшихся до этого бесполым путем. Среда, на которой выращивали женские ценобии, такими свойствами не обладает.

R. C. Starr и L. Jaenicke (1974) провели химический анализ индуктора половой дифференциации у *V. carteri* f. *nagariensis* и обнаружили, что это вещество является гликопротеином с молекулярной массой 30 кДа и высоким содержанием углевода (до 40 %). Индуктор характеризуется значительной термоустойчивостью (лишь частично инактивируется при автоклавировании) и высокой основностью (изоэлектрическая точка составляет 10.5). Недавно были произведены идентификация, клонирование и определение нуклеотидной последовательности (включая экзон-интронную организацию) гена, кодирующего белковую часть индуктора (Mages et al., 1988). На основании этих данных удалось также рассчитать последовательность всех 208 аминокислот, входящих в состав белкового компонента.

Белковая часть индуктора синтезируется главным образом в процессе созревания мужского ценобия (во время роста андрогонидий). Однако, для того чтобы индуктор стал биологически активным, необходимо соединение белкового и углеводного компонентов; это происходит непосредственно перед освобождением пакетов сперматозоидов в окружающую среду (Gilles et al., 1981).

Первоначально (Starr, Jaenicke, 1974) данное вещество рассматривали как гормон. Впоследствии (см., например, Jaenicke, Gilles, 1985) стали использовать термин «феромон», что представляется совершенно оправданным, поскольку это типичный случай, когда биологически активное вещество выделяется в окружающую среду и специфически влияет на развитие других организмов того же вида. Один мужской ценобий производит $6 \cdot 10^{-11}$ г полового феромона (Gilles et al., 1981). Этого количества достаточно, чтобы индуцирующее влияние распространилось в 1 м^3 воды. Феромон способен оказывать воздействие в исключительно низких концентрациях — даже при разведении до $6 \cdot 10^{-17}$ М (Jaenicke, Gilles, 1985).

Феромон оказывает воздействие на гонидии, находящиеся в периоде роста, и изменяет характер последующих делений — в результате будут формироваться не бесполые ценобии, а мужские или женские (Starr, 1970b). Гонидии становятся чувствительными к действию феромона вскоре после выхода молодого бесполого ценобия из родительского и полностью утрачивают способность ответить на индуцирующий стимул незадолго до начала серии делений (Callahan, Huskey, 1980). Важно подчеркнуть, что индукция половой дифференциации — это процесс медленный и обратимый (Jaenicke, Gilles, 1985). Так, при самой короткой продолжительности бесполого цикла развития (48 ч) ценобии необходимо инкубировать с феромоном в течение 8 ч, чтобы проиндуцировать все гонидии к половому развитию. Если срок воздействия короче, то лишь часть гонидий дает начало половым организмам (например, около 40 % в результате 4 ч инкубации). Наконец ценобии с гонидиями, которые еще не начали делиться, можно отмыть от феромона. Тогда в следующем поколении образуются только бесполые организмы.

Каким образом феромон взаимодействует с бесполым ценобием вольвокса? Исследования последних лет показали, что индуктор оказывает влияние не только на гонидии, но также и на соматические клетки. Уже через 10—30 мин после добавления феромона индуцируется синтез целого ряда сульфатированных и фосфорилированных гликопротеинов внеклеточного матрикса, причем это изменение белкового синтеза происходит главным образом в соматических клетках, которые специфически отвечают на воздействие феромона даже будучи изолированными, в отсутствие гонидий (Jaenicke, Gilles, 1985; Gilles et al., 1987; Wenzl, Sumper, 1987).

Эксперименты с использование флуоресцирующих антител к феромону предполагают отсутствие каких-либо специальных мембранных рецепторов на поверхности гонидий. Индуктор связывается главным образом с внеклеточным гликопротеиновым матриксом (со всей его массой, а не только с наружной поверхностью); гонидии и соматические клетки имеют гораздо меньшее сродство к индуктору (Jaenicke, Gilles, 1985). Уместно отметить, что матрикс имеет очень кислую реакцию (изоэлектрическая точка составляет 1—2) и является сложно организованной фибриллярной структурой, содержащей много ферментов, включая протеазы, фосфатазы, фосфодиэстеразы и протеинкиназы.

Механизм индукции на субклеточном и молекулярном уровнях до конца не ясен. Данные двух лабораторий (Gilles et al., 1987; Wenzl, Sumper, 1987) не во всем сгласуются. В частности, нет единого мнения о том, могут ли гонидии, полностью изолированные от матрикса, ответить на воздействие феромона. Спорными являются представления о предполагаемой роли циклических нуклеотидов в процессе передачи индуцирующего сигнала внутри ценобия. Однако в представлениях обеих групп исследователей содержится немало общего. Ни у кого не возникает сомнений в том, что гликопротеины внеклеточного матрикса — непременный компонент системы усиления индуцирующего сигнала и его передачи внутри ценобия. Таким образом, бесспорно наличие сложных коммуникаций между соматическими клетками, гонидиями и матриксом в ходе ответа на индуцирующий стимул и в процессе последующей половой дифференциации.

Важно рассмотреть причины, вызывающие появление первого мужского ценобия в популяции вольвокса, размножавшейся ранее исключительно бесполым путем. Около 20 лет назад Starr (1970b) обнаружил, что в культурах *V. carteri* f. *nagariensis* иногда спонтанно возникают половые ценобии (мужские в мужском клоне и женские в женском) и высказал предположение, согласно которому это происходит вследствие спонтанных генных мутаций. Впоследствии такая группа мутаций, получившая название Sex^{c}, была подробно изучена (Callahan, Huskey, 1980; Weisshaar et al., 1984). Половые ценобии появляются с частотой примерно 1 : 10 000.

Сравнительно недавно был обнаружен еще один путь стимуляции полового размножения у *V. carteri* f. *nagariensis* (Kirk, Kirk, 1986). Оказалось, что тепловой шок (2 ч при 42.5 °C) индуцирует синтез феромона в соматических клетках бесполых ценобиев, причем не только в мужских, но и в женских клонах. Следовательно, ген индуктора присутствует также и в женском геноме вольвокса. Этот второй путь индукции полового размножения, по-видимому, наряду с первым путем имеет адаптивное значение — при сильном прогревании водоемов (предшествующем их высыханию) могло бы стимулироваться формирование резистентных зигот прежде чем численность популяции достигнет нескольких десятков тысяч организмов, и спонтанно образуются первые мужские ценобии.

Кроме *V. carteri* половые феромоны обнаружены еще у 6 видов, которые, однако, изучены не так обстоятельно. Следует указать, что невозможно получить перекрестную индукцию между какими-либо двумя видами. Особый интерес представляет исследование развития *V. rousseletii* (McCracken, Starr, 1970). У молодых бесполых ценобиев (после инверсии) основную массу составляют мелкие клетки; имеется также 8—12 крупных клеток и некоторое число клеток промежуточного размера. Индуктор (по предварительным данным, основной белок или полипептид, обнаруженный в культурах с мужскими ценобями) оказывает действие на молодые сфероиды в течение ограниченного периода времени после их освобождения из родительского организма. Крупные клетки и клетки промежуточного размера растут и становятся андрогонидиями в мужском клоне или оогониальными клетками в женском. В отсутствие феромона 8—12 крупных клеток становятся гонидиями, а мелкие клетки и клетки промежуточного размера — соматическими клетками бесполого ценобия. Таким образом, между индукционными системами *V. carteri* f. *nagariensis* и *V. rousseletii* имеются существенные различия, хотя в обоих случаях чувствительными к действию индукторов являются молодые ценобии после выхода из родительского. У *V. carteri* половые ценобии формируются в следующем поколении в результате изменения характера деления гонидий, воспринявших индуцирующие стимулы. У *V. rousseletii* половые клетки возникают непосредственно в ценобии, подвергавшемся индуцирующему влиянию.

Система индукции у *V. obversus* (Karn et al., 1974) весьма сходна с таковой у *V. carteri*, тогда как индукционная система *V. gigas* (Vande Berg, Starr, 1971) обнаруживает больше сходства с аналогичной системой у *V. rousseletii*. Поскольку *V. carteri*, *V. gigas* и *V. obversus* принадлежат к секции *Merrillosphaera*, а *V. rousseletii* — к секции *Euvolvox*, ясно, что нельзя жестко связывать определенный тип индукции половой дифференциации с той или иной таксономической секцией вольвокса, а также с размером гонидий перед началом их делений.

Половые феромоны обнаружены также у *V. aureus*, *V. dissipatrix* и *V. capensis* (см., например, Starr, 1970b; Starr et al., 1980). Попытки индентифицировать систему индукции половой дифференциации у других видов вольвокса были неудачными.

Заключение

Приведенные выше данные по бесполому циклу развития и половой дифференциации свидетельствуют о том, что процессы развития у разных видов вольвокса протекают не совсем одинаково. Для разработки проблемы эволюции онтогенеза наибольший интерес, на наш взгляд, представляет сравнительный и экспериментальный анализ особенностей клеточных делений в ходе бесполого размножения. В руководствах по сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных (см., например, Иванова-Казас, 1975) обычно пишут, что для вольвокса характерна палинтомия — гипертрофический рост гонидий сопровождается серией быстро следующих друг за другом делений в отсутствие клеточного роста. Однако собранные в настоящем обзоре данные показывают, что это справедливо не для всех видов вольвокса. Кроме *V. carteri*, развитие которого было подробно рассмотрено выше, палинтомическими являются также *V. pocockiae* (Starr, 1970a), *V. obversus* (Karn et al., 1974), *V. gigas* и *V. powersii* (Vande Berg, Starr, 1971). В отношении этих видов вольвокса, имеющих крупные гонидии, делящиеся без клеточного роста, достоверно установлен также и быстрый темп делений. С другой стороны, несомненно, что у *V. aureus* и остальных видов с небольшими гонидиями палинтомии нет.

Каковы эволюционные взаимоотношения между двумя основными типами бесполого цикла развития, которые условно можно было бы называть типом развития *V. carteri* и типом развития *V. aureus*? Для ответа на этот вопрос следует учитывать ряд фактов. Во-первых, в литературе имеются подробные данные о закономерностях бесполого размножения у одноклеточной вольвоксовой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* и у примитивных колониальных вольвоксовых *Gonium pectorale* Mull. и *Eudorina elegans* Ehr. (см. обзоры: Десницкий, 1981, 1984б). Все эти виды являются палинтомическими. У хламидомонады материнская клетка сначала растет, а затем претерпевает серию из 3—4 быстрых делений без клеточного роста, образуя 8—16 дочерних клеток (зооспор). У гониума и эудорины нет дифференциации на клеточные типы и все клетки колоний путем серии палинтомических делений образуют дочерние организмы. Важно подчеркнуть, что по свето-темновой регуляции клеточных делений и по особенностям синтеза нуклеиновых кислот и белков бесполые циклы развития хламидомонады, гониума и эудорины сходны с таковым *V. carteri* (но не с *V. aureus*). Во-вторых, для самых примитивных видов вольвокса (*V. powersii* и *V. gigas*), обнаруживающих ряд сходных признаков с *Pleodorina californica*, также характерна палинтомия. В связи со сказанным можно было бы думать, что тип развития *V. aureus* является более продвинутым в эволюционном отношении по сравнению с типом развития *V. carteri*. Однако нельзя забывать, что эти два вида вольвокса принадлежат к разным таксономическим секциям, эволюционные взаимоотношения между которыми остаются окончательно невыясненными. Тем не менее, *V. pocockiae* (составляющий вместе с *V. aureus* секцию *Janetosphaera*) имеет тот же тип развития, что и *V. carteri*. Поэтому есть определенные основания предполагать, что у *V. aureus* палинтомия редуцирована, и он является более продвинутым в эволюционном отношении видом, чем *V. pocockiae*.

С другой стороны, наши данные по исследованию развития *V. tertius* четко свидетельствуют о том, что редукция палинтомии обнаруживается также и в пределах секции *Merrillosphaera* (независимо от эволюционных преобразований в секции *Janetosphaera*). Однако у *V. tertius* утрачены лишь некоторые палинтомические черты; по одним особенностям его развитие сходно с развитием *V. aureus*, по другим — с развитием *V. carteri*. Опыты по изучению влияния света и темноты на деления клеток у *V. aureus*, *V. carteri* f. *nagariensis* и *V. tertius*, а также опыты с использованием ингибиторов позволили (хотя бы отчасти) вскрыть механизмы эволюции онтогенеза у вольвокса. Таким образом, начальный этап редукции палинтомии, наблюдаемый у *V. tertius*, сопряжен с изменением свето-темновой регуляции процесса деления гонидий (изменяется фотопериодическая реакция), с замедлением темпа делений клеток, а на молекулярном уровне также с изменениями в метаболизме предшественников ДНК. Однако при этом, по-видимому, нет существенных изменений (по сравнению с палинтомическим видом *V. carteri*) в динамике синтеза РНК и белка по ходу бесполого цикла развития, что объясняется отсутствием роста гонидий, находящихся в периоде деления, у всех членов секции *Merrillosphaera*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Десницкий А. Г. Клеточные циклы у вольвокса и некоторых других зеленых жгутиконосцев (*Volvocales*) // Цитология. 1981. Т. 23, № 3. С. 243—253. — *Десницкий А. Г.* Некоторые особенности регуляции клеточных делений у вольвокса // Цитология. 1984а. Т. 26, № 3. С. 269—274. — *Десницкий А. Г.* Регуляция клеточных циклов у фитофлагеллят // Цитология. 1984б. Т. 26, № 6. С. 635—642. — *Десницкий А. Г.* Определение времени начала дробления гонидиев у *Volvox aureus* и *Volvox tertius* // Цитология. 1985а. Т. 27, № 2. С. 227—229. — *Десницкий А. Г.* Влияние стрептомицина на деления и рост клеток у трех видов вольвокса // Цитология. 1985б. Т. 27, № 8. С. 921—927. — *Десницкий А. Г.* Влияние аминоптерина на клеточные деления у вольвокса // Цитология. 1986. Т. 28, № 5. С. 545—551. — *Десницкий А. Г.* Влияние актиномицина D на клеточные деления у трех видов вольвокса // Цитология. 1987. Т. 29, № 4. С. 448—453. — *Десницкий А. Г.* Влияние циклогексимида на клеточные деления у вольвокса // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 2. С. 181—186. — *Дэвидсон Э.* Действие генов в раннем развитии. М.: Мир, 1972. 344 с. — *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с. — *Callahan A. M., Hyskey R. J.* Genetic control of sexual development in *Volvox* // Develop. Biol. 1980. Vol. 80, N 2. P. 419—435. — *Cave M. S., Pocock M. A.* Karyological studies in the *Volvocaceae* // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38, N 10. P. 800—811. — *Coleman A. W.* Sexuality in colonial green flagellates // Biochemistry and physiology of Protozoa. Secon edition. New York: Acad. Press, 1979. Vol. 1. P. 307—340. — *Fritsch F. E.* Evolutionary sequence and affinities among Ptorophyta // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1929. Vol. 4, N 2. P. 103—151. — *Gilles R., Balshüsemann D., Jaenicke L.* Molecular signals during sexual induction of *Volvox carteri* f. *nagariensis* // Algal development (molecular and cellular aspects). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1987. P. 50—57. — *Gilles R., Bittner C., Jaenicke L.* Site and time of formation of the sex-inducing glycoprotein in *Volvox*

carteri // FEBS Lett. 1981. Vol. 124, N 1. P. 57—61. — *Hoops H. J.* Somatic cell flagellar apparatuses in two species of *Volvox (Chlorophyceae)* // J. Phycol. 1984. Vol. 20, N 1. P. 20—27. — *Huskey R. J., Criffin B. E.* Genetic control of somatic cell differentiation in *Volvox*. Analysis of somatic regenerator mutants // Develop. Biol. 1979. Vol. 72, N 2. P. 226—235. — *Ireland G. W., Hawkins S. E.* Inversion in *Volvox tertius*: the effects of con A // J. Cell Sci. 1981. Vol. 48. P. 355—366. — *Jaenicke L., Gilles R.* Germ-cell differentiation in *Volvox carteri* // Differentiation, 1985. Vol. 29, N 3. P. 199—206. — *Karn R. C., Starr R. C., Hudock G. A.* Sexual and asexual differentiation in *Volvox obversus* (Shaw) Printz, strains WD3 and WD7 // Arch. Protistenk. 1974. Bd 116, Hf 1—2. S. 142—148. — *Kelland J. L.* Inversion in *Volvox (Chlorophyceae)* // J. Phycol. 1977. Vol. 13, N 4. P. 373—378. — *Kirk D. L.* The ontogeny and phylogeny of cellular differentiation in *Volvox* // Trends in Genet. 1988. Vol. 4, N 2. P. 32—36. — *Kirk D. L., Baran G. J., Harper J. F., Huskey R. J., Huson K. S., Zagris N.* Stage-specific hypermutability of the regA locus of *Volvox*, a gene regulating the germ — soma dichotomy // Cell. 1987. Vol. 48, N 1. P. 11—24. — *Kirk D. L., Birchem R., King N.* The extracellular matrix of *Volvox*: a comparative study and proposed system of nomenclature // J. Cell. Sci. 1986. Vol. 80. P. 207—231. — *Kirk D. L., Harper J. F.* Cenetic, biochemical and molecular approaches to *Volvox* development and evolution // Intern. Rev. Cytol. 1986. Vol. 99. P. 217—293. — *Kirk D. L., Kirk M. M.* Heat shock elicits production of sexual inducer in *Volvox* // Science. 1986. Vol. 231, N 4733. P. 51—54. — *Kochert G.* Developmental mechanisms in *Volvox* reproduction // The developmental biology of reproduction. New York: Acad. Press, 1975. P. 55—90. — *Mages H.-W., Tschochner H., Sumper M.* The sexual inducer of *Volvox carteri*. Primary structure deduced from cDNA sequence // FEBS Lett. 1988. Vol. 234, N 2. P. 407—410. — *McCracken M. D., Starr R. C.* Induction and development of reproductive cells in the K-32 strains of *Volvox rousseletii* // Arch. Protistenk. 1970. Bd 112, Hf 3. S. 262—282. — *Nozaki H.* Morphology, sexual reproduction and taxonomy of *Volvox carteri* f. *kawasakiensis* f. nov. (*Chlorophyta*) from Japan // Phycologia. 1988. Vol. 27, N 2. P. 209—220. — *Patel R. J.* Morphology, reproduction and cytology of *Volvox prolificus* Iyengar from Gujarat — India // J. Indian Bot. Soc. 1978. Vol. 57, N 1. P. 28—31. — *Powers J. H.*, Further studies in *Volvox*, with descriptions of three new species // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1908. Vol. 28. P. 141—175. — *Rausch H., Larsen N., Schmitt R.* Phylogenetic relationships of the green alga *Volvox carteri* deduced from small-subunit ribosomal RNA comparisons // J.Mol. Evol. 1989. Vol. 29, N 3. P. 255—265. — *Shaw W. R., Besseyosphaera*, a new genus of the *Volvocaceae* // Bot. Gaz. 1916. Vol. 61, N 3. P. 253—254. — *Shaw W. R. Campbellosphaera*,a new genus of the *Volvocaceae* // Philippine J. Sci. 1919. Vol. 15, N 6. P. 493—520. — *Shaw W. R. Janetosphaera*, a new genus, and two new species of *Volvox* // Philippine J. Sci. 1922a. Vol. 20, N 5. P. 477—508. — *Shaw W. R. Merrillosphaera*, a new genus of the *Volvocaceae* // Philippine J. Sci. 1922b. Vol. 21, N 1. S. 87—129. — *Shaw W. R. Copelandosphaera*, a new genus of the *Volvocaceae* // Philippine J. Sci. 1922c. Vol. 21, N 2. P. 207—232. — *Smith G. M.* A comparative study of the species of *Volvox* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1944. Vol. 63, N 4. P. 265—310. — *Starr R. C. Volvox pocockiae*, a new species with dwarf males // J. Phycol. 1970a. Vol. 6, N 3. P. 234—239. — *Starr R. C.* Control of differentiation in *Volvox* // Develop. Biol. 1970b. Suppl. 4. P. 59—100. — *Starr R. C., Jaenicke L.* Purification and characterization of the hormone initiating sexual morphogenesis in *Volvox carteri* f. *nagariensis* Iyengar // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71, N 4. P. 1050—1054. — *Starr R. C., O'Neil R. M., Miller C. E.* L-glutamic acid as a mediator of sexual morphogenesis in *Volvox capensis* / Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1980. Vol. 77, N 2. P. 1025—1028. — *Sumper M.* Control in differentiation in *Volvox carteri* // FEBS Lett. 1979. Vol. 107, N 1. P. 241—246. — *Tucker R. G., Darden W. H.* Nucleic acid synthesis during the vegetative life cycle of *Volvox aureus* M5 // Arch. Mikrobiol. 1972. Bd 84, Hf 1. S. 87—94. — *Vande Berg W. J., Starr R. C.* Structure, reproduction and differentiation in *Volvox gigas* and *Volvox powersii* // Arch. Protistenk. 1971. Bd 113, Hf 3. S. 195—219. — *Viamontes G. J., Kirk D. L.* Cell shape changes and the mechanism of inversion in *Volvox* // J. Cell Biol. 1977. Vol. 75, N 3. P. 719—730. — *Weisshaar B., Gilles R., Moka R., Jaenicke L.* A high frequency mutation starts sexual reproduction in *Volvox carteri* // Z. Naturforsch. 1984. Bd 39c, N 11—12. S. 1159—1162. — *Wenzl S., Sumper M.* Pheromone-inducible dlycoproteins of the extracellular matrix of *Volvox* and their possible role in sexual induction // Algal development (molecular and cellular aspecs). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1987. P. 58—65.

Ленинградский государственный университет

Получено 31 V 1990

SUMMARY

The development of various species of *Volvox* is reviewed. Particular attention is paid to the pattern of cell divisions during the vegetative reproduction, to the mechanisms of differentiation into somatic cells and gonidia, to the process of inversion of the embryo and to the sexual differentiation. The taxonomy of the genus *Volvox* is briefly considered. On the basis of literary and our own data, cellular and molecular mechanisms of the evolution of ontogeny in *Volvox* are analyzed.

ТОМ 76 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1991, № 5

УДК 582.576.312.38
© 1991 г.

Н. Н. Цвелев

О ГЕНОМНОМ КРИТЕРИИ РОДОВ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

N. N. TSVELEV. ON THE GENOMIC CRITERION OF GENERA IN HIGHER PLANTS

Обсуждаются возможности применения геномного критерия родов, предложенного A. Löve (1982, 1984) на примере наиболее изученной в генетическом отношении группы цветковых растений — трибы пшеницевых (*Triticeae*) семейства злаков (*Poaceae*). Последовательное применение этого критерия ведет к существенному увеличению числа родов. К сожалению, возможности применения этого критерия в настоящее время невелики вследствие еще очень незначительной генетической изученности других групп растений и большой трудоемкости геномного анализа.

Все таксоны реально существуют в природе, и задача систематика состоит в их выявлении и придании им определенного таксономического ранга. Разумеется, это не относится к ошибочно установленным таксонам, а возможность таких ошибок всегда имеется вследствие большой сложности изучаемого объекта и отсутствия объективных критериев для выделения таксонов разного таксономического ранга. Таксоны родового ранга имеют особое значение среди других надвидовых таксонов, так как название рода входит в названия видов, и его изменение ведет к очень нежелательной для практической работы нестабильности номенклатуры. Из-за отсутствия объективных критериев разными авторами нередко принимается очень разный объем родов, и невозможно доказать, какая точка зрения является в этом случае более правильной. Например, род *Bromus* L. s. l. включает 6 вполне обособленных групп видов, которые принимаются разными авторами за секции, подроды или самостоятельные роды: *Bromus* s. str., *Bromopsis* Fourr., *Ceratochloa* Beauv., *Nevskiella* Krecz. et Vved., *Anisantha* C. Koch и *Boissiera* Hochst. ex Steud. В относительно недавнее время предложено объединение в один род родов *Anthoxanthum* L. и *Hierochloë* R. Br. (Schouten, Veldkamp, 1985) на основании существования в Юго-Восточной Азии целого ряда промежуточных между этими родами видов, хотя прежде в самостоятельности этих родов никто не сомневался. Отметим, что для этих родов все же характерны разные основные числа хромосом: $x=5$ для *Anthoxanthum* и 7 для *Hierochloë*.

И вот объективный критерий для определения объема родов был предложен A. Löve (1982), который основывался на очень интересных генетических и кариосистематических исследованиях трибы пшеницевых *Triticeae* семейства злаков *Poaceae*, проводившихся многими авторами в течение последних 70 лет. К этой трибе принадлежат такие известные пищевые растения как пшеница *Triticum* L., рожь *Secale* L. и ячмень *Hordeum* L., вследствие чего особый интерес к ее представителям со стороны генетиков вполне оправдан. Уже первые работы по генетике пшениц H. Kihara (1930) и других авторов могут быть названы сенсационными. Еще раньше было известно, что 20—25 видов пшениц делятся по своему хромосомному числу на 3 группы: диплоидную с $2n=14$, тетраплоидную с $2n=28$ и гексаплоидную с $2n=42$, но полиплоидные виды этого рода считали или аутополиплоидами, или межвидовыми гибридами. Лишь Kihara (1930), который занимался геномным анализом не только пшениц, но и видов очень близкого к пшеницам рода *Aegilops* L., обнаружил, что в хромосомном наборе тетраплоидных пшениц, кроме первичного генома A диплоидных пшениц-однозернянок, имеется еще геном B, принадлежащий диплоидным (с 2n=14) видам секции *Sitopsis* (Jaub. et Spach) Zhuk. рода *Aegilops*. В хромосомном наборе гексаплоидных пшениц (в том числе наиболее широко культивируемой *Triticum aestivum* L.), как оказалось, к геномам A и B добавляется еще геном D диплоидного (с 2n=14) вида *Aegilops tauschii* Coss. Таким образом, эволюция пшениц осуществлялась путем присоединения (или своего рода интрогрессии) в результате гибридизации к первичному геному пшениц (2n=14) сначала генома B, а затем генома D от другого рода. Поскольку все 3 генома вполне специфичны, и входящие в них хромосомы при мейозе не конъюгируют, стабилизация гибридов в этом случае произошла за счет амфиполиплоидизации. Такое происхождение гексаплоидных пшениц с геномной формулой ABD было подтверждено многочисленными исследованиями, в том числе биохимическими по электрофорезу белков и энзимов.

Позднее, в многочисленных работах D. R. Dewey (1982, 1984 и др.) с сотрудниками были опубликованы результаты геномного анализа многолетних родов трибы пшеницевых. Надо сказать, что Dewey на опытных участках в штате Юта (США) сосредоточил значительную часть многолетних видов пшеницевых со всего мира, в том числе и из СССР, что и позволило ему вести в таких масштабах эту чрезвычайно трудоемкую работу. При гибридизации видов с 14 хромосомами (по-видимому, первичным хромосомным числом для всех злаков) возможны 2 случая. Если геномы гибридизируемых видов не специфичны, то гибриды обычно сохраняют 14 хромосом в своем наборе, так как гомологичные хромосомы гаплоидных наборов (гапломов) обоих видов конъюгируют в мейозе. Если же геномы видов специфичны, и хромосомы их гапломов в мейозе не конъюгируют, то в результате их гибридизации могут стабилизироваться лишь тетраплоидные (2n=28) гибриды — аллополиплоиды. Мы не будем касаться здесь методики геномного анализа, применявшейся Dewey. Достаточно отметить, что при анализе двух геномов какого-либо аллотетраплоидного (2n=28) вида сначала выяснялся один из предполагаемых диплоидных (2n=14) предков путем гибридизации его с тетраплоидным видом, затем второй предполагаемый предок с 2n=14. На заключительном этапе проводилось скрещивание предполагаемых предков друг с другом, в результате чего синтезировался анализируемый тетраплоидный вид. Полного сходства синтезируемого вида с анализируемым обычно не бывает, что вполне понятно, так как анализируемый вид после своего возникновения уже прошел более или менее длительный период эволюции.

Исследования Dewey с сотрудниками показали, что очень многие полиплоидные виды трибы, подобно полиплоидным пшеницам, имеют хромосомные наборы, составленные двумя или более чем двумя специфичными геномами. Так, почти все виды наиболее крупного рода трибы *Elymus* L. (ок. 200 видов), как оказалось, имеют тетраплоидное число хромосом — 2n=28, составленное из двух специфичных геномов: генома H, принадлежащего многолетним видам ячменя (*Hordeum* L. sect. *Stenostachys* Nevski), и генома S одной из групп рода пырей (*Elytrigia* Desv. sect. *Pseudoroegneria* Nevski). Гибридизация между разными видами этих двух групп дала уже довольно многочисленные первичные виды *Elymus*, а в результате гибридизации последних формировались еще более многочисленные вторичные виды этого рода. Немногие гексаплоидные (2n=42) виды *Elymus*, например, среднеазиатский *E. nutans* Griseb., обычно содержат в хромосомном наборе кроме генома S не один, а 2 генома. H, что является результатом повторной гибридизации тетраплоидных видов этого рода с многолетними ячменями.

Виды второго по величине (ок. 50 видов) рода *Leymus* Hochst., подобно видам *Elymus*, почти все тетраплоиды с 2n=28 при полном отсутствии диплоидов с 2n=14. Исследования Dewey показали, что и в этом случае сложный геном

Leymus составлен двумя специфическими простыми геномами (2n=14), из которых один — геном J — принадлежит, несомненно, очень древней литорально-псаммофильной группе пыреев *Elytrigia juncea* (L.) Nevski s. l., а другой — геном N — принадлежит диплоидным видам также очень древнего ксерофильного рода ломкоколосник *Psathyrostachys* Nevski. У одного очень обособленного североамериканского вида пырея *Elytrigia smithii* (Rydb.) Nevski — октоплоида с 2n=56 — сложный геном оказался составленным даже из 4 уже упомянутых выше, простых геномов с геномной формулой HJNS (Dewey, 1975). Этот вид, выделенный Löve (1980) в особый род *Pascopyrum* A. Löve, следует считать диплоидом, хотя и вторичным, так как в его сложном гапломе (гаплоидном наборе хромосом) нет гомологичных хромосом.

Отсюда и возникла идея Löve, поддержанная Dewey, считать родом группу близкородственных видов, имеющих или свой специфичный первичный геном (2n=14), или вторичный геном (2n=28, 42, 56 и выше), составленный двумя или более чем двумя специфичными первичными геномами. В случаях, когда виды содержат по 2 (или более чем по 2) одних и тех же простых геномов, их родовая принадлежность, естественно, не меняется, да и морфологические отличия их обычно бывают мало существенными. Например, болгарский вид пырея *Elytrigia varnensis* (Velen.) Holub с 2n=84 (его геномная формула: EEEESS) морфологически довольно слабо отличается от широко распространенного вида *E. intermedia* (Host) Nevski с 2n=42 (геномная формула: EES), по-видимому, являясь аутополиплоидом этого последнего вида.

Löve (1982, 1984, 1986) попытался, основываясь на геномном критерии родов, переработать систему трибы пшеницевых и получил очень интересные результаты. Первичных родов трибы со специфическими геномами (2n=14) оказалось 24, включающих около 200 видов, а вторичных родов, содержащих 2 или более чем 2 специфических генома — 15, включающих около 300 видов. В формировании сложных геномов вторичных родов принимали участие 13 первичных родов с простыми геномами, а 11 первичных родов в дальнейшей эволюции трибы не участвовали. Очень интересно, что эволюционная вторичность родов со сложными геномами обычно подтверждается и ботанико-географическими данными. Так, пустынно-степной род *Leymus*, многие виды которого формировались на месте пересохшей восточной части древнего океана Тетиса, произошел от двух древнейших родов: литорально-псаммофильного *Thinopyrum* A. Löve (группа *Elytrigia juncea* s. l.) и петрофильно-пустынно-степного *Psathyrostachys*. Виды *Leymus* имеют более широкий экологический диапазон по сравнению с его предками: от приморских песков и горных скал до внутриконтинентальных пустынь и солончаков. Однако род *Hordelymus* (Jessen) Harz, приуроченный к широколиственным лесам Европы и Юго-Западной Азии, как оказалось, произошел от гибридизации многолетних ячменей, являющихся преимущественно луговыми растениями, со средиземноморским родом *Taeniatherum* Nevski, виды которого — однолетние эфемеры. С точки зрения морфологии было бы логичнее считать последний род более высокоспециализированным дериватом рода *Hordelymus*.

Число родов трибы при последовательном применении геномного критерия значительно увеличилось, хотя наиболее крупные роды *Elymus* и *Leymus* остались неразделенными, а род *Elymus* даже увеличил свой объем за счет присоединения к нему рода *Hystrix* Moench и двух групп рода *Elytrigia* из родства *E. batalinii* (Krasn.) Nevski и *E. dasystachya* (Hook.) A. et D. Löve, с чем, пожалуй, можно согласиться и на основании морфологических данных. Наиболее гетерогенным оказался род *Aegilops*, разделенный Löve на 13 родов (роды с 19-го по 31-й из приведенного ниже списка), затем идет род *Elytrigia*, разделенный на 7 родов (роды со 2-го по 8-й списка), не считая упомянутых выше видовых групп, перенесенных в род *Elymus*. Род *Triticum* разделен на 3 рода (роды с 6-го по 18-й списка), род *Hordeum* — на 2 рода (роды 12-й и 13-й).

Из-за «сетчатого» характера эволюции в пределах трибы очень трудно дать сколько-нибудь стройную систему входящих в нее родов. Ниже мы приводим принимаемые Löve (1984, 1986) роды, располагая их в порядке нарастания морфологической специализации, хотя последнее понятие является очень относительным. Для каждого рода приведен его автор, а если он описан Löve, то также ссылка на его работу. Затем приводится его тип, основной ареал и число видов в роде, во многих случаях лишь приблизительное (при этом принимаемые многими авторами, в том числе и Löve, подвиды учтены как самостоятельные виды). Наконец в конце цитаты через тире указывается геномная формула рода, по которой можно судить о его происхождении. Сведения об ареале даются в самой краткой форме, например, внетроп. — преимущественно внетропический, средиз. — преимущественно средиземноморский, евраз. — евразиатский, голаркт. — голарктический, ю.-з. аз. — юго-западно-азиатский, австр. — австралийский и т. п. Из 4 подтриб две последние содержат только роды с простыми геномами (2n=14), которые в дальнейшей эволюции трибы участия не принимали.

Подтриба 1. *Hordeinae* Dumort.

1. *Festucopsis* (C. E. Hubb.) Meld. *F. serpentini* (C. E. Hubb.) Meld. С. Афр.-балк., 3. — G.
2. *Zophopyrum A.* Löve, 1980 : 351. *L. elongatum* (Host) A. Löve. Средиз., 11. — E, EE, EEE, EEEE, EEEEE.
3. *Pseudoroegneria* (Nevski) A. Löve, 1980 : 168. *P. strigosa* (Bieb.) A. Löve. Голаркт., 32. — S, SS.
4. *Thinopyrum* A. Löve, 1980 : 351. *T. junceum* (L.) A. Löve. Европ., 7. — J, JJ, JJJ, JJJJ.
5. *Psammopyrum* A. Löve, 1986 : 50. *P. pungens* (Pers.) A. Löve. Европ., 4. — GJ, GGJ, GGJJ.
6. *Trichopyrum* A. Löve, 1986 : 49. *T. intermedium* (Host) A. Löve. Юго-Евраз., 10. — EES, EEEESS.
7. *Elytrigia* Desv. s. str. *E. repens* (L.) Nevski. Евраз., 8. — EJS, EJJS, EEJJSS.
8. *Pascopyrum* A. Löve, 1980 : 547. *P. smithii* (Rydb.) A. Löve. С. Амер., 1. — SHJN.
9. *Elymus* L. *E. sibiricus* L. Внетроп., 200. — HS, HHS, HSS, HHSS.
10. *Leymus* Hochst. *L. arenarius* (L.) Hochst. Голаркт., 50. — JN, JJN, JJNN, JJJNNN.
11. *Psathyrostachys* Nevski. *P. lanuginosa* (Trin.) Nevski. Евраз., 12. — N.
12. *Chitesion* Rafin. s. l. *C. jubatum* (L.). Nevski. Внетроп., 40. — H, HH, HHH.
13. *Hordeum* L. s. str. *H. vulgare* L. Средиз., 8. — I.
14. *Hordelymus* (Jessen) Harz. *H. europaeus* (L.) Harz. Европ.-ю.-з. аз., 1. — HT.
15. *Taeniatherum* Nevski. *T. caput-medusae* (L.). Nevski. Средиз., 3. — T.

Подтриба 2. *Triticinae* Trin. ex Griseb.

16. *Crithodium* Link. *C. monococcum* (L.) A. Löve. Средиз., 4. — A.
17. *Gigachilon* Seidl. *G. polonicum* (L.) Seidl. Средиз., 12. — AB, AAB.
18. *Triticum* L. *T. aestivum* L. Внетроп., 7. — ABD.
19. *Sitopsis* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982 : 206. *S. bicornis* (Forsk.) A. Löve. Средиз., 3. — B.
20. *Orrhopygium* A. Löve, 1982 : 206. *O. caudatum* (L.) A. Löve. Средиз., 1. — C.
21. *Patropyrum* A. Löve, 1982 : 206. *P. tauschii* (Coss.) A. Löve. Средиз., 3. — D.

22. *Cylindropyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982 : 207. *C. cylindricum* (Host) A. Löve. Средиз., 2. — CD.
23. *Comopyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982 : 207. *C. comosum* (sibth. et Smith) A. Löve. Средиз., 2. — M.
24. *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig. *A. muticum* (Boiss.) Eig. Средиз., 2. — Z.
25. *Chennapyrum* A. Löve, 1982 : 207. *C. uniaristatum* (Vis.) A. Löve. Средиз., 1. — L.
26. *Gastropyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, 1982 : 208. *G. ventricosum* (Tausch) A. Löve. Средиз., 4. — DM, DDM, DMM.
27. *Aegilonearum* A. Löve, 1982 : 208. *A. juvenale* (Thell.) A. Löve. Вост.-средиз., 1. — DMU.
28. *Aegilopodes* A. Löve, 1982 : 207. *A. triuncialis* (L.) A. Löve. Средиз., 2. — CU.
29. *Aegilemma* A. Löve, 1982 : 207. *A. kotshyi* (Boiss.) A. Löve. Средиз., 3. — BU.
30. *Kiharapyrum* A. Löve, 1982 : 207. *K. umbellulatum* (Zhuk.) A. Löve. Вост.-средиз., 2. — U.
31. *Aegilops* L. *A. ovata* L. Средиз., 8. — MU, MMU.
32. *Dasypyrum* (Coss. et Durieu) Durand. *D. villosum* (L.) Borb. Средиз., 2. — V.
33. *Secale* L. *S. cereale* L. Средиз., 8. — R.

Подтриба 3. *Agropyrinae* Nevski

34. *Agropyron* Gaertn. *A. cristatum* (L.) Beauv. C. Афр.-евраз., 25. — P, PP, PPP.
35. *Australopyrum* (Tzvel.) A. Löve, 1984 : 442. *A. pectinatum* (Labill.) A. Löve. Австрал., 3. — W.
36. *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. et Spach. *E. orientale* (L.) Jaub. et Spach. Средиз., 10. — F.
37. *Heteranthelium* Hochst. *H. piliferum* (Banks et Soland.) Hochst. Вост.-средиз., 1. — Q.
38. *Crithopsis* Jaub. et Spach. *C. delileana* (Schult.) Roshev. Вост.-средиз., 1. — K.

Подтриба 4. *Henrardiinae* Pilg.

39. *Henrardia* C. E. Hubb. *H. persica* (Boiss.) C. E. Hubb. Вост.-средиз., 4. — Q.

Основываясь на вышеизложенном, можно сделать несколько общеэволюционных выводов. Во-первых, очевидно, что эволюция в семействе злаков, а, по-видимому, и в других семействах цветковых растений была «сетчатой», по выражению известного генетика и систематика G. L. Stebbins (1956). Многие роды пшеницевых сформировались путем межродовой гибридизации за счет объединения в одном хромосомном наборе двух или более чем двух специфичных геномов других родов. О гибридном происхождении некоторых еще не изученных в этом отношении родов можно судить уже по аналогии. Например, род вейник *Calamagrostis* Adans., в котором нет первичных диплоидов с 2n=14 несомненно имеет гибридное происхождение. Сложный геном его видов, вероятно, составлен несколькими простыми геномами, из которых один может принадлежать первично диплоидным видам рода *Agrostis* L.с 2n=14, а другой — таким же видам *Trisetum* Pers. или какого-либо другого рода бывшей трибы *Aveneae.* При последовательном применении геномного критерия и род *Calamagrostis*, и род

Agrostis, по-видимому, будут разделены на несколько родов. Стоит отметить также, что различные филогенетические построения, не учитывающие большого значения гибридизации (например, кладистические), могут привести к существенным ошибкам.

Второй существенный вывод из вышеизложенного: в ходе «сетчатой» эволюции явно происходит деспециализация эволюционирующих филумов, если считать основной особенностью высокоспециализированных таксонов ограничение возможностей дальнейшей эволюции (Цвелёв, 1973, 1975, 1987). Первичные диплоиды, как правило, обладают незначительной активностью, часто имеют узкие или разорванные ареалы, в то время как вторичные диплоиды со сложными геномами обычно бывают очень активными и быстро расширяют свои ареалы. Деспециализация родов — вторичных диплоидов — проявляется и в отношении морфологических признаков, что можно считать следствием доминирования у гибридов более древних, а потому обычно и более примитивных признаков от каждого из их родителей (Цвелев, 1987 : 66). Именно потому виды гибридогенного рода *Elymus* выглядят по совокупности морфологических признаков менее специализированными по сравнению с их предками из родов *Pseudoroegneria* и *Critesion*. Вполне понятно, что при сравнении только морфологических признаков близких родов или видов легко впасть в ошибку, признав специализированные и древние роды и виды за более молодые по сравнению с их деспециализированными потомками.

Третий, достаточно важный для эволюционной теории вывод касается взаимосвязи между генотипом и фенотипом. Геномный критерий родов придает основное значение всей информации, содержащейся в хромосомном наборе, т. е. потенциальным возможностям последнего. Для целей же систематики всегда основное значение имел фенотип, т. е. то, что конкретно реализуется в ходе онтогенеза. Уже давно известно, что каждый генотип содержит большое количество избыточной информации, не принимающей участие в онтогенезе. 4-Хромосомный (2n=4) простой геном злака *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. дает вполне достаточную информацию для осуществления онтогенеза, как и сложный геном из 56 хромосом (2n=56) упомянутого выше вида *Pascopyrum smithii*, гаплоидный хромосомный набор которого (n=28) не имеет ни одной гомологичной хромосомы. Очевидно, что во втором случае не только очень многие гены, но и многие хромосомы не принимают никакого участия в онтогенезе, и содержащаяся в них информация является избыточной. Вероятно, именно поэтому первичное для злаков основное число хромосом 7 в ходе эволюции может уменьшаться на 1, 2, 3, 4 или 5 хромосом (до x=2 у видов *Zingeria* P. Smirn. и *Colpodium* Trin.), и это уменьшение никак не отражается на ходе онтогенеза. Такие пары родов, выделенные Löve из *Aegilops*, как *Kiharapyrum* (2n=14, геном U) и *Aegilops* (2n=28, геном MU), *Aegilopodes* (2n=28, геном CU) и *Aegilemma* (2n=28, геном BU) морфологически очень сходны друг с другом, являясь как бы «родами-двойниками» подобными «видам-двойникам». В первом случае у рода *Aegilops* геном M от рода *Comopyrum* почти не участвует в онтогенезе, а во втором случае геном C от рода *Orrhopygium* и геном B от рода *Sitopsis* также не оказывают существенного влияния на онтогенез обоих родов пары. То же самое имеет место и у пшениц: и тетраплоидные, и гексаплоидные пшеницы (по A. Löve роды *Gigachilon* и *Triticum*) по своей морфологии значительно более близки к диплоидным пшеницам (род *Crithodium*), чем к родам *Sitopsis* и *Patropyrum*, геномы которых принимают лишь незначительное участие в их онтогенезе. Конечно, как специалистам-систематикам, так и практикам, привыкшим судить о родстве родов по морфологическим признакам, т. е. по фенотипу, трудно принять геномный критерий родов. Но нельзя не признать, что потенциальные возможности генотипа, значительно более широкие при наличии у видов сложных геномов, также имеют существенное значение, особенно для последующей эволюции. Не случайно виды родов, имеющих сложные геномы, более полиморфны и более активны (более способны приспособляться к новым условиям существования), чем виды родов, имеющих простые геномы, что является следствием уже упомянутой выше деспециализации при гибридизации.

Что можно сказать в заключение о возможностях практического применения геномного критерия? В настоящее время они, конечно, очень ограничены, так как геномный анализ требует проведения очень трудоемких исследований. Однако то, что невозможно теперь, со временем может стать возможным. Вероятно, будет разработана новая методика, значительно облегчающая геномный анализ, который несомненно очень перспективен. Не исключено, что в будущем станет возможным использование содержащейся в геномах избыточной информации, что откроет широкие возможности для создания новых таксонов, а может быть, и для воссоздания уже вымерших таксонов, геномы которых сохранились в хромосомных наборах ныне живущих видов, но не используются при их онтогенезе. Для злаков, имеющих относительно примитивные хромосомы довольно однообразного строения, допустимо предположить, что каждая хромосома гаплоидного набора содержит достаточную информацию для осуществления полного онтогенеза одного из предков данного таксона, для чего необходимо как бы «разблокировать» все находящиеся в «блокированном» состоянии гены этой хромосомы. Все же нельзя не отметить трудности, которые могут возникнуть при проведении геномного анализа у представителей других семейств цветковых растений, особенно, при широком распространении в их пределах анеуплоидии (например, в роде *Carex*). Должна учитываться в какой-то форме и цитоплазменная наследственность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, № 2. С. 71—81. — *Цвелев Н. Н.* О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36, № 1. С. 90—99. — *Цвелев Н. Н.* Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция // Комаровские чтения. 1987. Вып. 37. 75 с. — *Dewey D. R.* The origin of *Agropyron smithii* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62, N 5. P. 524—530. — *Dewey D. R.* Genomic and phylogenetic relationships among North American perennial *Triticeae* grasses // Ester J. R. (ed.) Grasses and grasslands. New York, 1982. P. 51—58. — *Dewey D. R.* The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with perennial *Triticeae* // Gustafson J. P. (ed.). Gene manipulation in plant improvement. 16th Stadler genet. symp. New York; London: Plenum Press, 1984. P. 209—279. — *Kihara H.* Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*, I // Kihara H., Nishiyama J. Genomaffinitätet in tri- tetra- und pentaploiden Weizenbastarden // Cytologia. 1930. Bd 1, Hf 3. S. 263—284. — *Löve A.* Chromosome number reports. 68 // Taxon. 1980. Vol. 29, N 4. P. 533—547. — *Löve A.* Generic evolution of the wheatgrasses // Biol. Zentralbl. 1982. Bd 101, Hf 3. S. 199—212. — *Löve A.* Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repert. 1984. Bd 95, Hf 7—8. S. 425—521. — *Löve A.* Some taxonomical adjustments in eurasiatic wheatgrasses // Veröff. Geobot. Inst. Eth. Stiftung Rübel. Zurich, 1986. N 87. P. 43—52. — *Schouten Y., Veldkamp J.* A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (*Gramineae*) in Malesia and Thailand // Blumea. 1985. Vol. 30. P. 319—351. — *Stebbins G. L.* Cytogenetics and evolution of the grass family // Amer. J. Bot. 1956. Vol. 43, N 10. P. 890—905.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 10 X 1990

SUMMARY

The potential of genomic criterion of genera is discussed. This criterion was first proposed by A. Löve (1982, 1984) for the tribe *Triticeae* of the family *Poaceae*. The consistent application of the criterion helps to increase considerably the number of genera. At present the potential of this criterion is infortunately limited due to poor genetic data on other groups of plants and to the great labour-consuming of the genomic analysis.

УДК 581.3
© 1991 г.

М. А. Вишнякова

РОЛЬ РЫЛЬЦА И СТОЛБИКА ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ПЫЛЬЦЫ С ПЕСТИКОМ У *TRIFOLIUM PRATENSE* (*FABACEAE*)

M. A. VISHNYAKOVA. THE ROLE OF STIGMA AND STYLE IN POLLEN-PISTIL INTERACTION IN *TRIFOLIUM PRATENSE* (*FABACEAE*)

Изучался рост пыльцевых трубок в пестике клевера в условиях свободного (перекрестного) опыления и принудительного самоопыления. Осуществлен ряд экспериментов по преодолению самонесовместимости методами самоопыления бутонов, удаления рыльца, обработки рыльца растворами сахарозы и конканавалина А. Исследована структура рыльца и столбика пестика. Показано, что различие секрета рыльца и столбиковой жидкости обусловлено наряду с особенностями структуры продуцирующих их тканей и их пространственной изоляцией. Рыльце обеспечивает среду для прорастания и определения полярности роста пыльцевых трубок и, по-видимому, не является районом узнавания. Более всего вероятно, что вещества самонесовместимости синтезируются канальцевыми клетками столбика после сигнала опыления.

Клевер луговой *Trifolium pratense* L., автостерильность которого отметил еще Ч. Дарвин (Darwin, 1876), является удобным объектом для изучения гаметофитной самонесовместимости. Изучение генетического контроля опыления у этого вида выявило 212 аллелей гена самонесовместимости S — уникальный пример множественного аллелизма в растительном царстве (Уильямс, 1968).

Работ по исследованию роста пыльцевых трубок в пестике клевера очень немного. Первая из них относится к 1931 г. (Silow, 1931). В ней констатируется, что в результате самоопыления пыльцевые трубки останавливают свой рост по всей длине столбика. В дальнейшем K. Pande (1955) показал, что в пестике клевера существует так называемая «interference zone» — зона, в которой ингибируются самонесовместимые пыльцевые трубки и которую могут преодолевать только 2—6 пыльцевых трубок в условиях свободного опыления. Нами показано (Вишнякова, 1989а), что в результате свободного опыления пыльцевые трубки в пестике, как правило, растут мощным пучком, но лишь 5—10 из них достигают завязи. Остальные постепенно останавливают свой рост, что является следствием их естественной конкуренции. При самонесовместимом опылении все пыльцевые трубки останавливаются в верхней трети столбика.

При изучении структурно-функциональных механизмов самонесовместимости, как и проблемы взаимодействия пыльцы с пестиком в целом, необходимым этапом является исследование структуры проводниковой ткани пестика. Тонкой организации рыльца и столбика клевера, особенностям их секреторных систем, а также химическому составу их компонентов, имеющих отношение к росту пыльцевых трубок в пестике, посвящен цикл статей английских эмбриологов (Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., 1982 b, c; Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J., 1982).

Одним из дискуссионных вопросов в проблеме взаимодействия пыльцы и пыльцевых трубок с пестиком в гаметофитной системе самонесовместимости является вопрос о районах узнавания. Изучая морфологическое проявление реакции самонесовместимости у разных сортов клевера лугового, мы, в частности, обратились к вопросу о роли рыльца и столбика в системе узнавания и отторжения пыльцевых трубок, о способах преодоления самонесовместимости у клевера. Данной проблеме и посвящена настоящая статья.

Материал и методы

Исследования проводились на сортовых популяциях клевера, представленных несколькими делянками, на которых выращивались сорта из коллекции ВИР: Сиворицкий, Волосовский, Пермский.

Для изучения роста пыльцевых трубок в пестиках в условиях свободного опыления фиксировали цветки со слегка подвядшими венчиками. Фиксирующими жидкостями служили 2 %-ный глутаровый альдегид в 0.2 М фосфатном буфере (для последующей заливки в эпоксидные смолы и получения тонких и полутонких срезов) и спирто-уксусный фиксатор (3 : 1) для исследования роста пыльцевых трубок в люминесцентном микроскопе.

Принудительное самоопыление цветков производили после предварительной изоляции соцветий в фазе розоватых бутонов. Через 5—6 сут головку встряхивали, добиваясь триппингования цветков. Проводили также принудительное самоопыление предварительно изолированных в стадии зеленых бутонов соцветий, когда венчики приобретали розоватую окраску. Фиксировали через 24—48 ч.

Осуществляли обработку части рылец до опыления 10 %-ным раствором сахарозы, 0.1 %-ным раствором конканавалина А в 0.05 М Трис/HCl буфере с pH 7.2 — до опыления и через 5—8 ч после искусственного перекрестного опыления и принудительного самоопыления. У части пестиков удаляли рыльца, наносили на срез столбика пыльцу из пыльников этого же цветка, а цветок помещали в асептические условия на среду MS (Murashige, Skoog, 1962). Фиксировали через 24 ч.

Рост пыльцевых трубок исследовали в люминесцентном микроскопе «Люмам» после мацерации пестиков в растворе щелочи и окрашивания их в растворе анилинового синего. Полутонкие срезы окрашивали толуидиновым синим. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали под микроскопом JEM-7. Гистохимические процедуры проводили на тотальных нефиксированных рыльцах и срезах рылец и столбиков. Белки определяли с помощью кумасси ярко-синего R-250, липиды — судановыми красителями. Все названные процедуры осуществляли в соответствии с общепринятыми методиками (Вишнякова, 1989б).

Результаты исследования

В норме в цветке клевера пестик имеет длину 9—11 мм, дорзивентрально уплощен, расширен в верхней трети. Рыльце клевера влажного типа, т. е. ко времени цветения покрыто обильным секретом. Микроскопическое исследование рыльцевого секрета и гистохимические тесты показали, что основным его содержимым являются липиды. Они в виде капель выделяются в межклеточные пространства, образуя в них большие скопления. Постепенно терминальные клетки рыльца дегенерируют, межклетники сливаются, образуя лизигенные полости, и воспринимающая поверхность рыльца ко времени цветения является толстым слоем жира, в котором обнаруживается наличие белков, а на срезах видны остатки разрушившихся клеток (табл. I, *1*, *2*).

Терминальная часть столбика, расположенная непосредственно под рыльцем, лишена канала. Здесь пыльцевые трубки, проросшие в секрете рыльца, растут по межклеточным пространствам. Затем они продолжают свой путь в канале, который начинается как лизигенное расширение межклетников центральной части столбика (табл. I, *3*). По мере удаления от рыльца полость канала расширяется, а по окончании расширенной части столбика — вновь сужается. В расширенной части столбика канал округлый, окружен рыхло расположенными, круглыми на срезе клетками папиллозного характера (табл. I, *4*). Эти клетки отличаются от клеток паренхимы столбика более густой цитоплазмой, содержащей профили ГЭР, а также рыхлофибриллярными оболочками (табл. I, *5*, *6*).

Канал столбика содержит канальцевую жидкость. Гистохимические реакции, проведенные на срезах столбиков, свидетельствуют о наличии в канальцевой жидкости белкового компонента. При исследовании в электронном микроскопе в полости канала в незначительном количестве обнаруживаются внецитоплазматические включения: пузырьки, отдельные липидные глобулы, гранулярный материал.

Таким образом, секреторные системы рыльца и столбика отличаются друг от друга как морфологически, так и по составу секрета. Секрет рыльца содержит главным образом липиды с примесью белков, канальцевая жидкость содержит в основном белки, липиды же — в очень незначительном количестве. Между секретом рыльца и каналом столбика существует четкая разделительная зона (так называемая шейковая зона пестика), состоящая из клеток базальной части рыльца и терминальной части столбика.

Известно, что в условиях свободного опыления клевера его соцветия посещаются насекомыми (преимущественно шмелями), и цветки опыляются пыльцой, приносимой с других растений. Проведенное нами микроскопическое изучение более 1000 раскрывшихся цветков клевера из разных соцветий сортовых популяций (1987—1989 гг.) показало, что часть их остается неопыленными или содержат на рыльце очень немного (1—10) пыльцевых зерен. Наличие на рыльце такого незначительного количества пыльцевых зерен, как правило, не приводит к оплодотворению. Пыльцевые зерна в этом случае либо вообще не прорастают, либо пыльцевые трубки растут плохо, и рост их прекращается в рыльце и столбике (табл. II, *3*). Оптимальным вариантом опыления является наличие на рыльце 30—50 пыльцевых зерен (табл. II, *1*). В этом случае пыльцевые трубки растут в столбике мощным пучком. Часть из них постепенно прекращает свой рост, и завязи, как правило, достигают не более 10 пыльцевых трубок, где происходит оплодотворение одной или обеих семяпочек. Лишние трубки останавливаются в непосредственной близости от микропиле. Поскольку клевер отличается высокой степенью стерильности женской генеративной сферы (по нашим данным, количество стерильных семяпочек в популяции может достигать 35 %), даже при условии оптимального опыления оплодотворение осуществляется далеко не всегда. У части цветков при свободном опылении пыльцевые трубки ингибировались в базальной части столбика, либо при вхождении в завязь (табл. III, *3*). Мы рассматриваем это как реакцию на наличие в завязи стерильных семяпочек. Однако в данной статье не будем касаться вопроса о взаимодействии пыльцевых трубок со стерильными семяпочками, так как это является предметом особого разговора.

Часть цветков в изученных нами популяциях обладала различными признаками уродства. Это могли быть цветки с тератологическими рыльцами, на которых почти или совсем отсутствует секрет (табл. II, *4*). На таких рыльцах пыльца либо вообще не прорастала, либо прорастало очень незначительное количество пыльцевых зерен. Проросшие на уродливых рыльцах пыльцевые трубки не имели ориентированного роста в столбик или останавливались сразу после прорастания.

После принудительного самоопыления изолированных соцветий на рыльце, как правило, прорастало довольно много пыльцевых зерен, трубки росли в тканях рыльца, шейковой зоны пестика и верхней трети его столбика аналогично тому, как это наблюдалось при свободном опылении. Но далее происходило ингибирование пыльцевых трубок с морфологическими аберрациями, характерными для несовместимого торможения: их утолщение на кончике, связанное с усиленным отложением каллозы (табл. III, *1*). Остановка роста пыльцевых трубок не являлась одномоментным актом, судя по их различной длине, однако, осуществлялась только в верхней трети столбика — в зоне утолщения пестика или сразу при выходе из нее.

При обработке рылец перед самоопылением 10 %-ным раствором сахарозы прорастания пыльцы не происходило, и пыльцевые зерна, по-видимому, вообще не прилипали к рыльцу, либо прилипали очень плохо (табл. II, *2*).

Самоопыление в бутоне не приводило к снятию реакции самонесовместимости. При этом наблюдались картины, совершенно аналогичные тому, что и при самоопылении раскрытых цветков, т. е. ингибирование пыльцевых трубок в верхней трети столбика (табл. III, *2*); у части бутонов пыльца не прорастала на рыльце совсем.

Самоопыление цветков, у которых рыльце предварительно было обработано раствором конканавалина А, также обнаруживало результаты почти аналогичные для реакции самонесовместимости в раскрывшихся цветках — ингибирование большинства пыльцевых трубок в верхней части столбика. Единичные пыльцевые трубки преодолевали эту зону, росли ниже по каналу столбика, однако, все равно останавливали свой рост.

При обработке пестиков через 8 ч после самоопыления раствором конканавалина А наблюдали дезориентированный рост пыльцевых трубок в тканях рыльца и их ингибирование (табл. II, *5*, *6*).

При удалении рыльца и помещении пыльцы на срез столбика наблюдалось либо полное отсутствие прорастания, либо прорастание лишь единичных пыльцевых зерен. При этом рост пыльцевых трубок вскоре прекращался. Трубки закручивались, завязывались в узлы, рост их выглядел хаотичным. Подобные картины не были аналогичны тем, что наблюдаются при самонесовместимости. Зато они были схожими с явлением, наблюдаемым нами при прорастании пыльцы в ране случайно поврежденного столбика (табл. III, *4*). Пыльцевые зерна, попадая в повреждение, которое достигало канала столбика, частично проросли. При этом пыльцевые трубки росли хаотично и не попадали в ткани столбика, очень скоро прекращая свой рост.

Пыльца, нанесенная на боковую, неповрежденную поверхность верхней части столбика, не только не прорастала, но и не обнаруживала признаков набухания (табл. III, *5*).

Обсуждение

Известно, что спорофитный и гаметофитный типы самонесовместимости коррелируют с определенными морфологическими и цитологическими характеристиками пыльцы и пестика (Brewbacker, 1957; Heslop-Harrison J. et al., 1975). Клевер луговой является типичным примером того, как гаметофитная самонесовместимость сочетается с двуклеточной пыльцой, влажным рыльцем, полым столбиком и столбиковым ингибированием роста пыльцевых трубок. Именно это последнее обстоятельство является одним из решающих доводов, приводимых при утверждении, что рыльце в гаметофитной системе самонесовместимости не является районом узнавания во взаимодействии пыльцы с пестиком (Heslop-Harrison J. et al., 1975). Проведенные нами наблюдения позволили получить ряд дополнительных данных в пользу этого предположения.

Известно, что рыльце является прежде всего носителем субстрата для прорастания пыльцы. Помещение пыльцевых зерен на поверхность столбика не вызывает реакций, происходящих на рыльце: гидратации пыльцы, ее набухания.

Все эти условия у клевера обеспечивает рыльце как в совместимых, так и несовместимых вариантах опыления. Тератология рыльца приводит, по-видимому, к нарушению его секреторной системы, в результате чего оно оказывается не способным обеспечить нормальные условия для прорастания пыльцы. Удаление рыльца и помещение пыльцевых зерен прямо на срез столбика существенно влияют на их прорастание. Прорастание только единичных (и то не на всех столбиках) пыльцевых зерен свидетельствует о том, что секрет столбика не является оптимальной средой для прорастания пыльцевых зерен.

Главным отличием канальцевой жидкости от секрета рыльца является очень незначительное содержание в ней липидов. Однако роль липидов в прорастании пыльцы не ясна. Тем более, что, как известно (см. обзор: Вишнякова, 1989в), рыльца сухого типа вовсе не имеют поверхностных липидов.

Отсутствие направленного к завязи роста пыльцевых трубок, наблюдаемое при удалении рыльца, а также сходное их поведение при прорастании пыльцевых зерен на тератологических рыльцах или в канальцевой жидкости поврежденного столбика указывают на решающую роль рыльца в определении направления роста пыльцевых трубок. Немногочисленные примеры подобного рода экспериментов свидетельствуют о том же. Так, при удалении рыльца у нута (*Cicer* sp.) прорастающие на срезе столбика пыльцевые трубки были короткими и теряли полярность (Bassiri et al., 1987). При удалении рыльца у *Lilium longiflorum* пыльцевые трубки росли в столбик, но проходили мимо семяпочки или теряли ориентацию, не доходя до нее (Roggen et al., 1988). W. Jensen с соавторами (1983), получив аналогичные результаты на хлопчатнике, высказали предположение, что существует гормональная связь между рыльцем и семяпочками, которая вызывает хемотропную активность последних после принятия пыльцы рыльцем.

Таким образом, канальцевая жидкость не является аналогичной секрету рыльца хотя бы потому, что не может сходным образом обеспечить прорастание и направленный в столбик рост пыльцевых трубок.

Секрет столбика отличается от секрета рыльца не только отсутствием липидов. Тонкие биохимические опыты, проведенные Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1982), показали, что в канальцевой жидкости клевера имеется гликопротеид с молекулярной массой 24 000, отсутствующий в рыльце. Поскольку ингибирование несовместимых пыльцевых трубок у клевера происходит именно в столбике, авторы предположили, что этот гликопротеид может быть веществом узнавания.

Самоопыление в бутоне обнаружило у части цветков отсутствие прилипания и прорастания пыльцевых зерен. Мы объясняем это тем, что рыльце в таких бутонах еще не является воспринимающим и не способно обеспечить условия для принятия пыльцы. По каким морфологическим признакам бутоны, в которых рыльце является рецептивным, отличаются от недостигших требуемой зрелости, сказать трудно. В соцветии клевера насчитывается до 160 цветков, которые созревают неодновременно. Фиксировали же головки с еще зеленоватыми и розоватыми искусственно самоопыленными бутонами целиком, поэтому на фиксированном материале трудно определить фазу цветка.

Известно, что опыление в бутоне характерно для некоторых бобовых, не обладающих самонесовместимостью, в частности, для *Cicer arietinum, Phaseolus acutifolius, Faba bona* (Turano et al., 1983; Lord, Konorn, 1986; Семенова, Егги, 1989). Для *Phaseolus acutifolius* и *Cicer arietinum* показано, что рыльце пестика уже в бутоне обладает эстеразной активностью, которая считается свидетельством его рецептивности. Более того, оптимум рецептивности рыльца у *C. arietinum* приходится на период, предшествующий раскрыванию цветка (Turano et al., 1983).

Преодоление самонесовместимости опыления в бутоне достигалось главным образом на растениях со спорофитным типом самонесовместимости (Roberts et al., 1979). Отсутствие отторжения самонесовместимой пыльцы в бутонах у крестоцветных объясняется тем, что вещества самонесовместимости еще не аккумулировались в районе узнавания — пелликуле (белковой пленке, покрывающей рыльца растений со спорофитной самонесовместимостью) и поступают в нее только к моменту цветения.

Однако в нашем опыте по самоопылению бутонов наблюдались картины, типичные для проявления самонесовместимости в зрелом цветке. По-видимому, секреция веществ самонесовместимости в пестике клевера осуществляется задолго до раскрывания цветка, возможно, одновременно с приобретением пестиком рецептивности. Вероятно также, что, как предполагают Heslop-Harrison с соавторами (1975), секреция веществ — продуктов гена гаметофитной самонесовместимости — индуцируется опылением.

Наиболее интересный повод для размышления дает обработка рылец и столбиков клевера раствором лектина (конканавалина А). Лектины — белки и гликопротеиды, обладающие способностью специфически связываться с некоторыми остатками сахаров. В настоящее время их роль в межклеточном узнавании считается бесспорной (Kauss, 1976, 1981; Линевич, 1979).

Все большее число исследователей склоняется к тому, что лектинам принадлежит определяющая роль и в системах генеративной несовместимости. Наличие лектинов в пестике показано пока для немногих растений (Голынская и др., 1976; Gaude et al., 1983), но важен сам факт возможности их существования в проводниковой ткани столбика. Не исключено, что лектинами являются те самые гликопротеиды, которые считаются задействованными в реакции узнавания. Под межклеточным узнаванием понимают специфически направленное и пространственно организованное установление контактов между молекулами биополимеров. Такие контакты устанавливаются при стерической комплементарности взаимодействующих поверхностей (Линевич, 1979).

Нами и целым рядом других исследователей используется лектин конканавалин А — белок, состоящий из 4 субъединиц, каждая из которых имеет район для связывания сахаров, ионов кальция и марганца. Моносахаридами, комплементарными этому лектину, являются манноза и глюкоза (Kauss, 1976). Следовательно, если при обработке рылец клевера перед опылением происходит связывание этих веществ, и при этом пыльца прорастает на рыльце, то эти вещества не играют роли в первичном взаимодействии пыльцы с пестиком и узнавании пыльцы. Вполне возможно, что в этом взаимодействии в гаметофитной системе самонесовместимости, в отличие от спорофитной, участвуют только неспецифические эстеразы, обеспечивающие прилипание, гидратацию и прорастание пыльцевых зерен.

Известно, что пыльцевые зерна многих растений способны прорастать на средах, состоящих из раствора одного (зачастую взаимозаменяемого) простого углевода. Показано ранее (Kendall, 1967) и проверено нами, что лучшей средой для прорастания пыльцы клевера является 10 %-ный раствор глюкозы. Но поскольку пыльца клевера прорастает на рыльце, обработанном реагентом, связывающим глюкозу или глюкозидные остатки, вероятно, имеющихся в нем гликопротеидов и гликолипидов, можно предположить, что ферментативная система пыльцевого зерна способна взаимодействовать и с другими углеводами, либо расщеплять их до глюкозы. Тем более, что, по данным ряда исследователей (Martin, 1969; Lord, Webster, 1979), рыльцевый секрет содержит очень мало свободных сахаров.

Отличный от изложенного выше результат обнаруживает обработка рылец лектином после опыления, когда пыльцевые трубки теряют ориентацию и ингибируются как в случае самоопыления, так и искусственного перекрестного опыления. Видимо, здесь наблюдается воздействие конканавалина А на сами растущие пыльцевые трубки, поскольку имеются данные, что он способен вызывать остановку роста пыльцевых трубок, по-видимому, связываясь с гликозилтрансферазами, обеспечивающими поставку предшественников для создания их оболочек (Pierson et al., 1986). Сходный механизм был предложен J. Heslop-Harrison и Y. Heslop-Harrison (1982а) для объяснения регуляции роста пыльцевых трубок лектиноподобными факторами самонесовместимости.

Обладает ли гликопротеид с молекулярной массой 24 000, выделенный Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1982) из канальцевой жидкости клевера, лектиноподобными свойствами и является ли он универсальным для всех генотипов S клевера — вопросы, которые требуют ответа.

В любом случае, если допустить, что опыление является триггером синтеза веществ самонесовместимости, который скорее всего осуществляется канальцевыми клетками столбика, то для их накопления в канале столбика требуется определенное время. По-видимому, наличие зоны локального ингибирования пыльцевых трубок (interference zone, по: Pande, 1955) и объясняется тем, что вещество (вещества) узнавания должно накопиться в достаточной концентрации для взаимодействия со всеми пыльцевыми трубками. Не являются ли липиды субстратом для передачи сигнала-импульса опыления? Ведь поистине интригующим является их наличие на рыльцах растений с гаметофитной самонесовместимостью, где отторжение пыльцевых трубок отодвинуто во времени и пространстве, и отсутствие их в спорофитной системе самонесовместимости, где вещества узнавания уже имеются в поверхности, взаимодействующей с пыльцевым зерном.

Таким образом, обработка рылец и столбиков пестиков клевера конканавалином А до опыления не имеет значения для реакции самонесовместимости, хотя из литературы известен пример преодоления ее у петунии — растения с гаметофитной самонесовместимостью — после применения этого реагента (Sharma et al., 1985).

По-видимому, обсуждая молекулярные механизмы реакции самонесовместимости и способы ее регуляции различными реагентами, нельзя не учитывать особенности прогамной фазы оплодотворения у разных растений. Эти особенности заключаются, например, в структуре проводниковой ткани растений, а также во временны́х параметрах взаимодействия пыльцы с пестиком. Очевидно, обработка рылец определенными реагентами у растений, у которых прогамная фаза протекает быстро (например, у злаков и подсолнечника — менее часа), может привести к результатам, отличающимся от полученных для растений с более медленно текущими процессами. Что же касается структурных особенностей пестиков, то следует, очевидно, обратить внимание на то, что полый столбик лилии, например, отличается от полых столбиков изученных нами бобовых — клевера и ранее люцерны (Вишнякова, 1986), имеющих разделительную зону между рыльцем и столбиком. Не исключено, что это обстоятельство является важным для определения различий в секреторных системах рыльца и столбика. Следовательно, структурное своеобразие пестиков может определить различное, хотя, возможно, и универсальное по молекулярным механизмам, фенотипическое проявление реакции самонесовместимости у разных растений.

Принимая во внимание сказанное, отсутствие действия конконавалина А при обработке им рылец клевера до опыления можно объяснить еще и следующим образом. Начальные этапы взаимодействия пыльцы с рыльцем: гидратация, активация трансферазных систем, прорастание (по-видимому, сюда можно отнести и период автотрофного роста пыльцевой трубки) у клевера занимают довольно продолжительное время — не менее 5 ч, так как зону рыльца пыльцевая трубка проходит только через 8—10 ч. Все эти процессы, как мы и допустили, не должны зависеть от веществ, которые взаимодействуют с конканавалином А. Дальнейшее, возможно, более специфическое взаимодействие пыльцевых трубок с тканями рыльца и верхней части столбика, в том числе их узнавание, будет происходить тогда, когда система успеет обеспечить синтез новых порций веществ, блокированных лектином. Время возобновления белкового синтеза в рыльце капусты, например, занимает не более 2 ч (Stead et al., 1980). Наличие единичных пыльцевых трубок, прошедших зону ингибирования в нашем опыте, свидетельствует о том, что сдвиг в синтезе веществ, ингибирующих рост пыльцевых трубок, все-таки имел место, и новый синтез, по-видимому, еще не обеспечил необходимой их концентрации для реагирования с каждой пыльцевой трубкой.

Обработка рылец до опыления 10 %-ным раствором сахарозы обусловила отсутствие прилипания пыльцы. До сих пор нет однозначного мнения о механизме прилипания пыльцы к рыльцу. Как показано для спорофитной системы самонесовместимости, прилипание пыльцы происходит по типу фермент—субстрат: низкомолекулярные белки пыльцы взаимодействуют с гликопротеидами рыльца (Dumas, Gaude, 1981). Исходя из такого представления, можно предположить, что обработка рыльца раствором сахарозы в нашем опыте могла вызвать связывание белковых частей рыльцевых гликопротеидов (возможно, лектинов), что играет решающее значение для взаимодействия с пыльцевым зерном. Связывание углеводных частей молекул гликопротеидов рыльца, которое должно происходить после взаимодействия с конканавалином А, как мы видели, не играет существенной роли в прилипании и гидратации пыльцы.

Несколько слов о наличии в столбике аберрантных и ингибированных пыльцевых трубок, имеющихся даже в условиях свободного (перекрестного) опыления. Мы объясняем это тем, что здесь наряду с аллогамией может иметь место как авто-, так и гейтеногамия. Поэтому вместе с принесенными (совместимыми) пыльцевыми зернами на рыльце могут прорасти и свои (несовместимые) трубки, которые останавливаются в типичной для несовместимых пыльцевых трубок манере в верхней трети столбика. Как мы помним, возможна остановка части трубок в нижней части столбика, но это уже не относится к явлению самонесовместимости. Поэтому данные Silow (1931) о том, что остановка пыльцевых трубок после самоопыления осуществляется по всей длине столбика, можно объяснить только несовершенством методов исследования.

На основе приведенных данных можно сделать следующие выводы.

1. Рыльце пестика клевера, покрытое обильным поверхностным секретом, создает среду для прилипания и прорастания пыльцевых зерен, а также определяет полярность роста пыльцевых трубок.

2. Секреторные системы рыльца и столбика у клевера являются независимыми, что обусловлено и их структурной изоляцией. В секрете рыльца преобладают липиды, в то время как в канальцевой жидкости они почти не обнаруживаются.

3. Канальцевая жидкость является средой, в которой пыльцевые трубки могут прорастать, но которая не обеспечивает их направленного роста в завязь.

4. Опыление в бутоне не снимает реакции самонесовместимости у клевера, что свидетельствует о том, что вещества самонесовместимости вырабатываются в пестике до раскрывания цветка, либо их синтез стимулируется опылением.

5. Начальные стадии взаимодействия пыльцы с рыльцем у клевера не отличаются высокой специфичностью, о чем свидетельствует отсутствие воздействия на них обработки рыльца конканавалином А до опыления, а также говорит о том, что рыльце, по-видимому, не является районом узнавания пыльцы.

6. Наиболее вероятно, что узнавание пыльцевых трубок у клевера, осуществляется в канале столбика, где и происходит ингибирование их роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вишнякова М. А. Исследование прогамной фазы оплодотворения у люцерны в связи с самонесовместимостью // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1986. Т. 89. С. 17—22. — *Вишнякова М. А.* Исследование прогамной фазы оплодотворения у клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) в связи с низкой семенной продуктивностью // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1989а. Т. 124. С. 7—14. — *Вишнякова М. А.* Оценка характера взаимодействия пыльцевых зерен и пыльцевых трубок с пестиком в совместимых и несовместимых вариантах опыления: Метод. указ. Л.: Изд-во ВИР. 1989б. 47 с. — *Вишнякова М. А.* Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений // Бот. журн. 1989в. Т. 74. № 2. С. 137—152. — *Голынская Е. Л., Башкирова Н. В., Танчук Н. Н.* Фитогемагглютинины пестика примулы как возможные белки генеративной несовместимости // Физиология растений. 1976. Т. 23, № 1. С. 88—97. — *Линевич Л. И.* Лектины и углевод-белковые узнавания на разных уровнях организации живого // Успехи биол. химии. 1979. Т. 20. С. 71—94. — *Семенова Е. В., Егги Э. Э.* Характер опыления бобов (*Faba bona* Medik.) и изменчивость полипептидного состава белков семян // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1989. Т. 124. С. 31—36. — *Уильямс У.* Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968. 448 с. — *Bassiri A., Ahmad F., Slinkard A. E.* Pollen grain germination and pollen tube growth following in vivo and in vitro self- and interspecific pollinations in annual *Cicer* species // Euphytica. 1987. Vol. 36, N 2. P. 667—675. — *Brewbacker J. I.* Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants // J. Heredity. 1957. Vol. 48, N 6. P. 271—277. — *Darwin C.* The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. London: Murrey, 1876. 482 p. — *Dumas C., Gaude T.* Stigma-pollen recognition: a new look // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50, N 1—2. P. 235—247. — *Gaude T., Fumex B., Dumas C.* Are lectin-like compounds involved in the stigma-pollen adhesion and/or recognition in *Populus* and *Brassica*? // Pollen: biology and implications for plant breeding. New York: Elsevier Biomedical, 1983. P. 265—273. — *Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., Barber J.* The stigma surface in incompatibility response // Proc. Royal Soc. Lond. 1975. Ser. B. Vol. 188. P. 287—297. — *Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y.* The pollen-stigma interaction in the grasses. 4. An interpretation of the self-incompatibility response // Acta Bot. Neerl. 1982a. Vol. 31, N 5—6. P. 429—439. — *Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y.* Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: constituents of the stylar fluid and stigma secretion of *Trifolium pratense* L. // Ann. Bot. 1982b. Vol. 49, N 7. P. 729—735. — *Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y.* Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: the organization of the stigma in *Trifolium pratense* L. // Ann. Bot. 1982c. Vol. 51, N 5. P. 571—583. — *Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J.* Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: the secretory system of the style in *Trifolium pratense* L. // Ann. Bot. 1982. Vol. 50, N 6. P. 635—645. — *Jensen W. A., Ashton M. E., Beasley C. A.* Pollen tube — embryo sac interaction in cotton // Pollen: biology and implications for plant breeding. New York: Elsevier Biomedical, 1983. P. 67—72. — *Kauss H.* The possible physiological role of lectins // Cell wall biochemistry related to specificity in host-plant pathogen interactions. Tromsø; Oslo; Bergen, 1976. P. 347—358. — *Kauss H.* Lectins and their physiological role in slime molds and higher plants // Plant carbohydrates. Encycloped. Plant Physiol. 1981. Vol. 13. P. 627—677. — *Kendall W. A.* Growth of red clover pollen. II. Elongation in vitro // Crop Sci. 1967. Vol. 7, N 4. P. 342—346. — *Lord E. M., Webster B. D.* The stigmatic exudate of *Phaseolus vulgaris* L. // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140, N 3. P. 266—271. — *Lord E. M., Konorn L. I.* Gynoecial development, pollination and the path of pollen tube growth in the tepary bean, *Phaseolus acutifolius* // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73, N 1. P. 70—78. — *Martin F. W.* Compounds from the stigmas of ten species // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56, N 9. P. 1023—1027. — *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15, N 3. P. 473—497. — *Pande K. K.* Pollen tube behaviour in *Trifolium* species // Sci. Cult. 1955. Vol. 20. P. 504—505. — *Pierson E. S., Willekens P. G. M., Maessen M., Helsper J. P. F. G.* The effects of lectins on germinating pollen of *Lilium longiflorum*. 1. Effect on pollen germination, pollen tube growth and organization of microfilaments // Acta Bot. Neerl. 1986. Vol. 35, N 3. P. 249—256. — *Roberts I. N., Stead D. A., Ockendon D. J., Dickinson H. G.* A glycoprotein associated with the acquisition of the self-incompatibility system by maturing stigmas of *Brassica oleracea* // Planta. 1979. Vol. 146, N 2. P. 179—183. — *Roggen P. M. van, Keijzer C. J., Wilms H. J.* et al. An SEM study of pollen tube growth in intra- and interspecific crosses between *Lilium* species // Bot. Gaz. 1988. Vol. 149, N 4. P. 365—369. — *Sharma N., Bajaj M., Shivanna K. R.* Overcoming self-incompatibility through the use of lectins in *Petunia* and *Eruca* // Ann. Bot. 1985. Vol. 55, N 1. P. 139—142. — *Silow R. A.* A preliminary report on pollen tube growth in red clover (*Trifolium pratense* L.) // Welsh Plant Breed. St. Bull. 1931. Ser. H. Vol. 12. P. 228—233. — *Stead A. D., Roberts Y. N., Dickinson H. G.* Pollen-stigma interactions in *Brassica oleracea*: the role of stigmatic proteins in pollen grain adhesion // J. Cell Sci. 1980. Vol. 42,

N 3. P. 417—423. — *Tirano M. J., Baird L. M., Webster B. D.* Characteristics of the stigma in chickrea // Crop Sci. 1983. Vol. 23. P. 1033—1036.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Ленинград

Получено 24 V 1990

SUMMARY

The pollen tube growth in the pistil of clover after cross-pollination and compulsory self-pollination has been investigated. Self-pollination of flower buds, stigma removal and treatment by saccharose and concanavalin A were used in a number of experiments to overcome self-incompatibility. The structure of stigma and style was also studied. Difference between stigmatic exudate and style fluid is shown to be due to both the difference in structure of tissues involved and to their spatial isolation. It has been demonstrated that stigma provides the medium for pollen germination and for determination of polarity of pollen tube growth and does not appear to be the site of recognition. More likely, substances of self-incompatibility are synthesized by the canal cells of the style after the perception of pollination signal.

УДК 581.41 : 526.3(574.2)
© 1991 г.

Б. Ф. Свириденко

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТКОВЫХ ГИДРОФИТОВ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

B. F. SVIRIDENKO. LIFE FORMS OF FLOWERING HYDROPHYTES OF THE NORTHERN KAZAKHSTAN

Рассмотрены принципы классификации жизненных форм водных цветковых. На основе морфологических и экологических параметров, полученных в результате анализа литературных данных, а также в ходе изучения растительного покрова водоемов Северо-Казахстанской, Кустанайской и Кокчетавской областей Казахстана разработана система жизненных форм, отражающая экобиоморфологическую специфику 55 видов.

Проблема жизненных форм макрофитов остается среди наиболее слаборазработанных вопросов гидроботаники, что в целом существенно сдерживает исследования растительного компонента континентальных водоемов. Известно, что состав жизненных форм растений определяет обмен веществ и энергии в природных системах, от него зависит структура и динамика сообществ, размеры продукции органического вещества и накопления биомассы. В силу этого жизненные формы представляют область интересов многих разделов ботаники, а их изучение способствует развитию представлений о биологии видов и их роли в экосистемах (Дылис и др., 1966; Серебрякова, 1972; Воронов, 1973; Юрцев, 1976; Работнов, 1978).

Согласно представлениям И. Г. Серебрякова (1962, 1964), под жизненной формой понимается своеобразный общий облик, присущий взрослым особям вида, исторически и онтогенетически сформировавшийся в результате роста и развития в определенных условиях среды и выражающий приспособленность растений к этим условиям. В таком объеме концепция жизненных форм (биоморф) основывается преимущественно на морфологических признаках, т. е. жизненные формы являются в основном морфологической категорией (Голубев, 1968, 1972).

Данную концепцию существенно развивают труды Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1965, 1968), в которых жизненная форма (экобиоморфа) представлена как адаптационная система, основанная на единстве структурных и физиологических особенностей растений. При недостаточном уровне знаний о физиологической сущности конкретных видов практическое выделение экобиоморф основывается на знаниях о морфологии и экологии этих растений, т. е. жизненная форма предстает как эколого-морфологическая категория (Голубев, 1968; Быков, 1978). Понятие «экобиоморфа» по содержанию близко к понятию «жизненная форма» в трактовке И. Г. Серебрякова (Крылов, 1984), однако оно включает дополнительные данные по экологии растений и, следовательно, полнее отражает экологическую специфику видов. Считается, что вид или внутривидовой таксон может характеризоваться одной или даже несколькими жизненными формами, смена которых наблюдается в ходе онтогенеза или при изменении экологических условий. Экологическая индивидуальность, проявляющаяся и в особенностях морфологической структуры, приводит к неповторимости жизненной формы каждого вида (Серебряков, 1955; Голубев, 1972).

Особенности морфологии цветковых гидрофитов

Водные цветковые сезонного климата являются травянистыми растениями. По продолжительности большого жизненного цикла, рассматриваемого в соответствии с взглядами С. П. Смелова (по: Уранов, 1975), они подразделяются на многолетники, которые в неблагоприятное время сохраняют почки возобновления ниже границы, разделяющей воздушную и водную среды обитания, и однолетники, возобновляющиеся только из семян. У некоторых многолетних поликарпиков, например, у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. продолжительность жизни отдельных частей корневищ достигает нескольких лет. Значительное число видов водных цветковых многолетников относится к вегетативно малолетним растениям (Серебрякова, 1978), у которых система побегов полностью заменяется через 2—3 года. Вегетативными малолетниками являются *Stratiotes aloides* L., *Sparganium erectum* L., *Typha latifolia* L. Большая группа многолетников, в которую входят *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., *Potamogeton friesii* Rupr., *P. berchtoldii* Fieb., *P. compressus* L., *P. pusillus* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., объединяет вегетативно однолетние растения, полностью заменяющие вегетативные органы в течение года.

К однолетним монокарпикам относятся *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *B. rionii* (Lagger) Nym., *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Callitriche hermaphroditica* L., *Ruppia drepanensis* Tineo, *R. maritima* L., *Althenia filiformis* F. Petit, *Zannichellia palustris* L., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *C. tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel., *Najas marina* L. Большой жизненный цикл особей этих видов завершается за один вегетационный период.

В эволюционном плане водные цветковые рассматриваются как группа, возникшая в результате вторичного перехода наземных растений к жизни в водной среде. Возможность такого перехода обеспечила предшествующая геофильная стадия эволюции растений, в связи с чем многие современные водные цветковые многолетники являются типичными геофитами (Тахтаджян, 1948, 1970; Серебряков, 1962). Они снабжены специализированными подземными побегами — корневищами, клубнями, столонами, которые несут зимующие почки и придаточную корневую систему. К корневищным относятся *Nymphaea candida* J. et C. Presl., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *N. pumila* (Timm) DC., *Butomus umbellatus* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Phragmites australis*, *Scolochloa festucaceae* (Willd.) Link, *Typha angustifolia* L., *T. latifolia*, *T. laxmannii* Lepech., *Polygonum amphibium* L., *Scirpus lacustris* L., *S. tabernaemontani* C. C. Gmel., *Eleocharis palustris* (L.). Roem. et Schult., *Rorippa amphybia* (L.) Bess., *Alisma plantago-aquatica* L., *A. gramineum* Lej. Как клубневые растения известны *Sagittaria sagittifolia* L., *Potamogeton pectinatus* L. и *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (Шенников, 1950; Yeo, 1965; Arber, 1972; Катанская, 1981; Доброхотова и др., 1982). При изучении североказахстанских гидрофитов столонно-клубневая подземная побеговая система обнаружена также у *Sparganium erectum* L., *S. emersum* Rehm., *Scirpus ehrenbergii* Boeck. и *Potamogeton filiformis* Pers. К группе столонных геофитов, у которых зимующие почки формируются на подземных столонах, принадлежат *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *P. natans* L., *P. gramineus* L. и *Hippuris vulgaris* L.

Некоторые укореняющиеся многолетники, в отличие от перечисленных выше геофитов, не имеют специализированных подземных побегов. Система придаточных корней у таких растений ежегодно формируется на базальном конце ассимилирующих надземных побегов. В данную группу входят *Potamogeton* *compressus, P. friesii, P. pusillus, P. berchtoldii, P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. crispus* L., *Myriophyllum spicatum, M. verticillatum, Stratiotes aloides, Hydrocharis morsus-ranae, Elodea canadensis* Michx. Эти многолетние поликарпики зимуют в виде турионов, т. е. почек, которые формируются к осени на подводных столонах или обычных ассимилирующих побегах и опускаются в начале ледоставного периода на дно водоемов (Шенников, 1950; Падеревская, 1977; Кокин, 1982). Способность к образованию турионов, присущая только определенной группе многолетников, является важным приспособлением к жизни в водной среде, компенсирующим утрату специализированных подземных побегов, обычно несущих зимующие почки у геофитов.

Следует отметить, что у большинства укореняющихся гидрофитов корневая система хорошо развита, и ее роль в обеспечении растения биогенными элементами остается главной (Мережко и др., 1979; Carigan, Calff, 1980; Смирнова, 1980). Для укореняющихся гидрофитов грунт представляет одну из сред обитания и очевидно, что их жизненные формы в значительной степени отражают влияние этой среды.

С другой стороны, среди водных цветковых многолетников выделяется группа неукореняющихся или свободноплавающих растений, которые не имеют специализированных подземных побегов и погруженных в грунт корней. Это бескорневые растения *Utricularia vulgaris* L., *U. intermedia* Hayne, *Ceratophyllum demersum* L., *C. submersum* L., *C. oryzetorum* Kom. и растения с водными корнями *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Водные корни участвуют в поглощении биогенных элементов только из воды и служат органами равновесия (Кокин, 1982). Свободноплавающие гидрофиты потеряли связь с грунтом как со средой обитания, что также отражено в их жизненных формах. Если среди укореняющихся способностью к образованию турионов отличаются только отдельные виды, то свободноплавающие цветковые многолетники сезонного климата все без исключения являются турионовыми растениями.

На основе структуры надземных побегов у цветковых растений, в том числе и у водных, обычно выделяют группы длиннопобеговых и розеточных (совместно с полурозеточными) форм (Corner, 1966; Серебрякова, 1967; Хохряков, 1981). Однако так как вегетативное тело представителей сем. *Lemnaceae* S. F. Gray. рассматривают как не дифференцированную на стебель и листья структуру — листец (Леонова, 1982), то правомерно учитывать наравне с длиннопобеговым и розеточным также и листецовый тип структуры.

Сочетание морфологических параметров определяет внешний облик, или габитус растений, который можно выразить через их форму и размеры. Поскольку в условиях избыточной водообеспеченности гидрофитов основным стимулом их эволюции была борьба не за влагу, как у растений суши (Вульф, 1944), а за такие ресурсы, как свет, O_2, CO_2, HCO_3^-, то различная приспособленность видов к использованию этих ресурсов отражается прежде всего на форме размещения ассимиляционных частей относительно границы, разделяющей воздушную и водную среды обитания. Выделяют 3 основные формы пространственного размещения ассимиляционной поверхности гидрофитов: в воздушной среде (возвышается над водой), на границе между воздушной и водной средами (плавает на воде), в водной среде (погружена в воду). Для обозначения этих форм в настоящее время приняты соответствующие названия: гелофиты, плейстофиты (нейстофиты) и гидатофиты (Распопов, 1978, 1985).

Размеры растений являются очень изменчивым показателем. Для их выражения целесообразно принимать во внимание высоту фитоценотического слоя (Быков, 1983), в сложении которого участвуют взрослые особи вида. В целом мощность слоев, формируемых цветковыми гидрофитами, ограничена в североказахстанских водоемах диапазоном 0.05—5.00 м.

Принципы систематизации жизненных форм водных цветковых

Широко используемым методом изучения жизненных форм растений является создание иерархической или линейной системы, которая служит целям накопления общего фонда сведений о видах. Считаются правомерными любые поиски новых вариантов соподчиненных признаков, по которым выделяются таксоны классификации, так как это позволяет дифференцированно оценить разные стороны биологии растений (Серебрякова, 1980).

По мнению многих исследователей, целесообразно создавать такие системы отдельно для основных филогенетических групп, например, для различных отделов водорослей или высших растений, каждый из которых является естественным объединением жизненных форм и отличается определенной интенсивностью физиологических процессов и уровнем структурной организации (Лавренко, 1965; Быков, 1970; Хохряков, 1981). Кроме того Е. М. Лавренко (1965) считает необходимым создание систем жизненных форм для основных экологических групп, в том числе для гидрофитов.

Ботаническая литература содержит определенный опыт систематизации гидрофитов, представленный в виде так называемых эколого-физиономических, эколого-биологических, эколого-морфологических, биолого-морфологических групп, или же в виде классификации жизненных форм (Варминг, 1901; Раменский, 1909, 1971; Федченко, 1925, 1949; Gams, 1926; Беклемишев, 1934; Поплавская, 1948; Богдановская-Гиэнеф, 1950, 1974; Потапов, 1950; Шенников, 1950; Hejny, 1960; Экзерцев, 1960, 1966; Шаркинене, 1964; Таубаев, 1970; Распопов, 1971, 1985; Sculthorpe, 1971; Потульницкий, 1971; Hutchinson, 1975; Корелякова, 1977; Катанская, 1981, и др.). Авторы этих работ в большинстве случаев не ставили цель изучить жизненные формы водных растений, ограничиваясь выделением по сочетанию нескольких общих признаков сравнительно крупных и условно-однородных групп видов для выполнения разноплановых гидробиологических исследований. Обобщая имеющийся опыт, В. М. Катанская (1981) отмечает, что в основе многих классификаций лежит деление гидрофитов на группы погруженных в воду, плавающих и возвышающихся над водой растений с последующим подразделением на укореняющиеся и свободноплавающие. Таким образом, со времен Е. Варминга (1901) представления о жизненных формах гидрофитов сохранились практически неизменными. Это определяется в первую очередь простыми приемами выделения указанных групп, что удобно для выполнения работ описательного характера. Однако, с точки зрения морфолога или эколога, такие физиономические группы малоинформативны, а знания их недостаточно для выполнения исследований структуры, динамики, продуктивности водных фитоценозов на современном уровне.

Предлагаемый в статье вариант системы учитывает многие важнейшие признаки жизненных форм цветковых гидрофитов, в том числе продолжительность жизненного цикла, структуру побегов, тип почек возобновления и их положение в неблагоприятное время года, некоторые экологические параметры. В качестве метода изучения жизненных форм выбрана иерархическая классификация, под которой подразумевается процедура деления совокупности объектов на таксоны, каждый из которых определяется указанием его существенных признаков (Василевич, 1975). При выделении нескольких таксонов одного ранга использован единый критерий. Морфологические параметры растений определены по дефинитивным особям. Сведения по экологии видов получены в ходе исследования условий обитания природных популяций цветковых гидрофитов в разнотипных водоемах Северо-Казахстанской, Кустанайской и Кокчетавской областей Казахстана, проведенного в 1982—1990 гг.

За основу принята система таксономических единиц, разработанная И. Г. Серебряковым (1962). Оценка значимости признаков проведена с учетом известных систем жизненных форм наземных растений и теоретических работ (Серебряков, 1955; Зозулин, 1961; Лавренко, 1965; Голубев, 1968; Быков, 1970, 1978; Гатцук, 1974; Юрцев, 1976; Хохряков, 1976, 1981). Крупные таксоны (отдел, тип, подтип, класс) установлены по наиболее общим биологическим и морфологическим признакам. Таксоны низших рангов (группа, секция, экобиоморфа) выделены на основе частных морфологических и экологических параметров видов.

Отдел — главный таксон, объединяет все экобиоморфы цветковых гидрофитов, т. е. травянистых растений, приспособленных к жизни в водной среде в погруженном, плавающем на поверхности или полупогруженном состоянии.

Типы жизненных форм определены по продолжительности большого жизненного цикла. Большая значимость данного параметра вытекает из представления о том, что сокращение жизненного цикла явилось главным содержанием эволюции экобиоморф цветковых растений (Тахтаджян, 1948, 1970). Следуя примеру Серебрякова (1962), отдел водных цветковых трав разделен на типы многолетних поликарпических (с зимующими почками) и однолетних монокарпических (без зимующих почек) форм. В качестве самостоятельного типа возможно также выделение двулетних монокарпических форм.

Подтипы укореняющихся и свободноплавающих экобиоморф, рассматриваемые в пределах типов, позволяют выразить степень связи растений с грунтом как со средой обитания и оценить роль этой среды в морфогенезе.

Классы экобиоморф установлены по сочетанию признаков большого эволюционного значения, что является особенностью разработанной классификации. К таким признакам принадлежат способы переживания растениями неблагоприятного времени года, типы и расположение зимующих почек, а также особенности структуры подземных и надземных побегов, придающие жизненным формам каждого класса резко выраженное морфологическое своеобразие (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1971). По методу «сетки» (Гатцук, 1974) североказахстанские цветковые гидрофиты подразделены на 10 классов (рис. 1). Отметим, что сохраняется возможность выделения ряда других классов, например, розеточных столонных или розеточных турионовых (свободноплавающих), не рассматриваемых в статье.

Группы жизненных форм соответствуют традиционным физиономическим группам гелофитов, плейстофитов и гидатофитов.

Секции жизненных форм учитывают линейные размеры растений. Для обозначения мощности фитоценотических слоев, включающих тот или иной вид, приняты 3 размерные ступени: низкие (до 0.5 м), средневысокие (0.5—1.5 м) и высокие (св. 1.5 м). Одновременно на уровне секций рассматриваются некоторые специфические черты биологии и морфологии, например, листорасположение (для длиннопобеговых), форма листовых пластинок и степень их развития, наличие листовых ловчих камер, форма листецов, особенности цветения (надводно- и подводноцветущие) и др. В таком объеме секции экобиоморф цветковых водных растений соответствуют биоморфам в понимании Серебрякова (1962, 1964).

Экобиоморфы — основные единицы системы, выделены согласно установленной экологической дифференциации видов по отношению к таким факторам среды, как минерализация воды и органо-минеральный состав грунтов. Эти экологические критерии имеют большое значение для классификации жизненных форм близкородственных видов (Свириденко, 1987). В данном случае особенно показателен пример с морфологически тождественными видами *Ceratophyllum demersum* и *C. submersum*, которые в североказахстанской части ареала хорошо различимы по отношению к минерализации и жесткости воды и соответственно занимают разные экологические ниши (рис. 2). В целях систематизации жизненных форм цветковых гидрофитов Северного Казахстана является достаточным применение ранее выделенных экологических групп, показывающих толерантность видов к минерализации воды и различным типам

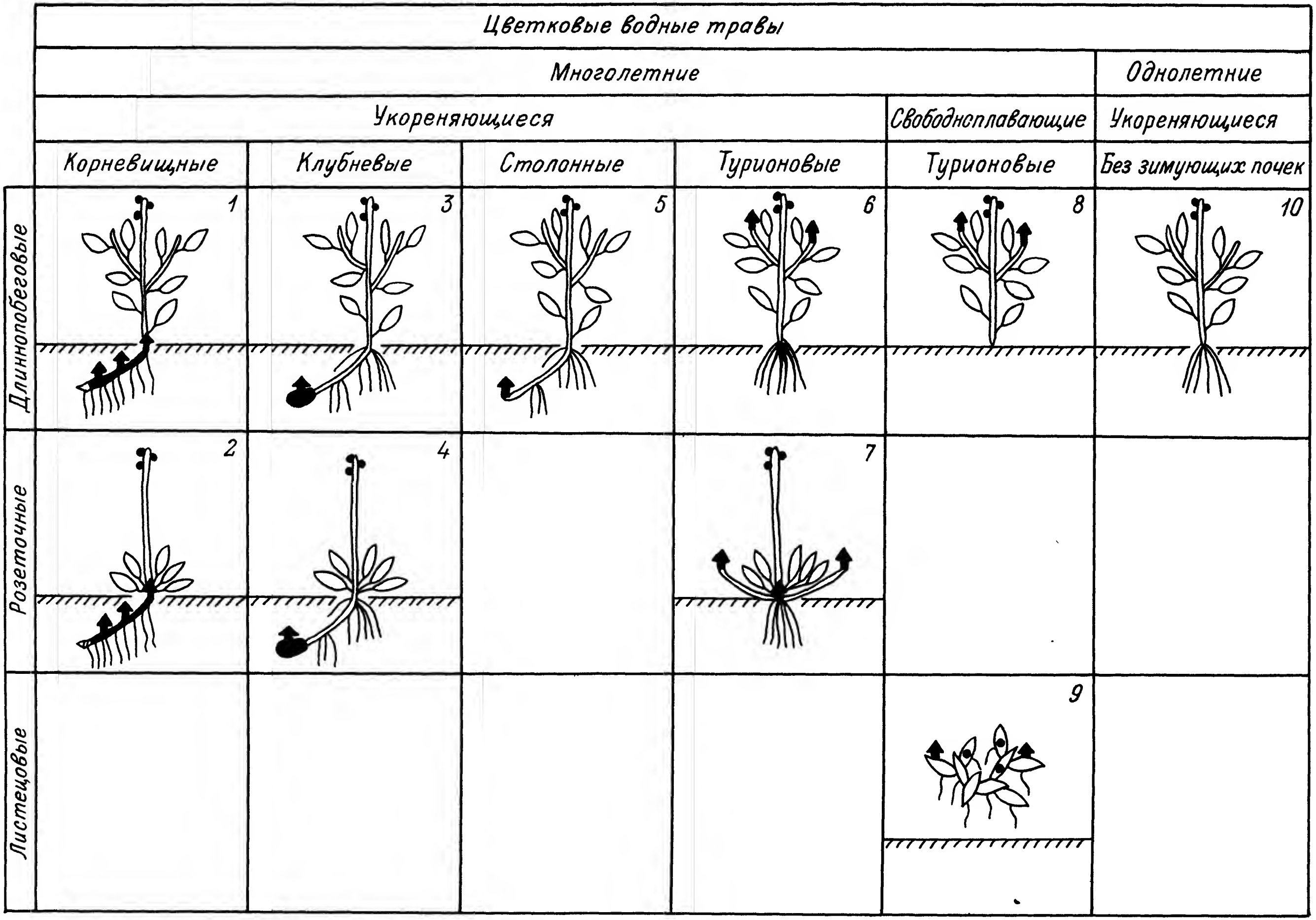
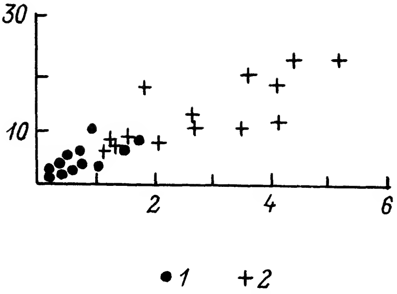


Рис. 1. Классы цветковых гидрофильных экобиоморф.

1 — длиннопобеговые корневищные, *2* — розеточные корневищные, *3* — длиннопобеговые клубневые, *4* — розеточные клубневые, *5* — длиннопобеговые столонные, *6* — длиннопобеговые турионовые (укореняющиеся), *7* — розеточные турионовые, *8* — длиннопобеговые турионовые (свободноплавающие), *9* — листецовые турионовые, *10* — длиннопобеговые без зимующих почек. Сплошным черным цветом показаны зимующие части. *Стрелками* отмечены почки возобновления, *точками* — семена.

Рис. 2. Экологическая дифференциация двух видов рода *Ceratophyllum.*

1 — C. demersum, 2 — C. submersum. Каждый условный знак соответствует параметрам воды в одном местообитании вида. По оси абсцисс — минерализация, г/л; по оси ординат — общая жесткость, мг-экв/л.



грунта (Свириденко, Свириденко, 1986) (рис. 3). Несомненно, что более полное изучение спектров экологической валентности видов, основанное не только на качественных, но и на количественных данных, позволит в дальнейшем точнее выразить специфику их жизненных форм.

СИСТЕМА ЭКОБИОМОРФ ЦВЕТКОВЫХ ГИДРОФИТОВ

ОТДЕЛ ЦВЕТКОВЫЕ ГИДРОФИТЫ

ТИП 1. Многолетние поликарпические цветковые гидрофиты

Подтип 1. Укореняющиеся многолетние гидрофиты.

Класс 1. Длиннопобеговые корневищные.

Группа 1. Гелофиты.

Секция 1. Высокие с линейными очередными листьями. Экобиоморфа 1 — среднесолоновато-пресноводный эвриэдафильный *Phragmites australis.*

Секция 2. Средневысокие с линейными очередными листьями. Экобиоморфа 2 — условно-пресноводный детритопелофильный *Scolochloa festucacea.*

Группа 2. Плейстофиты.

Секция 3. Высокие с эллиптическими и ланцетными очередными листьями. Экобиоморфа 3 — условно-пресноводный псаммопелофильный *Polygonum amphibium.*

Секция 4. Высокие с округлыми супротивными листьями. Экобиоморфа 4 — типично пресноводный псаммопелофильный *Nymphoides peltata.*

Класс 2. Розеточные корневищные.

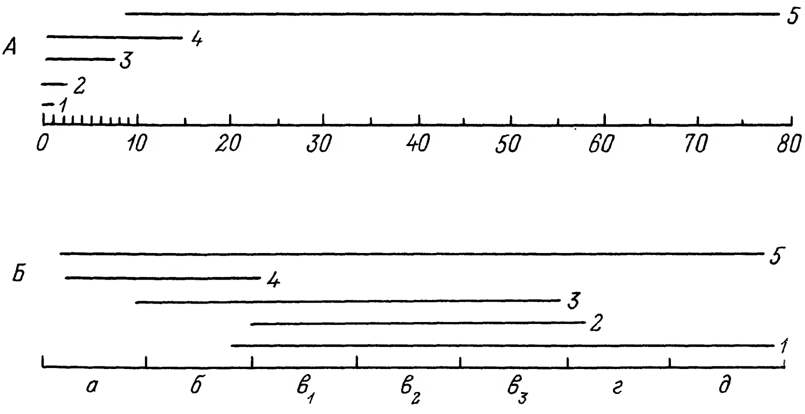


Рис. 3. Экологические группы цветковых гидрофитов.

А — галотолерантные: *1* — типично пресноводная, *2* — условно-пресноводная, *3* — слабосолоновато-пресноводная, *4* — среднесолоновато-пресноводная, *5* — среднесолоновато-соляноводная. По оси абсцисс — минерализация воды, г/л. *Б* — эдафотолерантные: *1* — псаммопелофильная, *2* — пелобионтная, *3* — детритопелофильная, *4* — детритобионтная, *5* — эвриэдафильная. По оси абсцисс — типы грунта (*а* — торф; *б* — грубодетритный ил; *в* — тонкодетритный ил: *в*$_1$ — черный, *в*$_2$ — темно-серый, *в*$_3$ — серый; *г* — опесчаненный ил; *д* — песок).

Группа 3. Гелофиты.

Секция 5. Высокие с линейными листьями. Экобиоморфы: 5 — условно-пресноводный детритопелофильный *Typha latifolia*, 6 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *T. angustifolia*.

Секция 6. Средневысокие с линейными листьями. Экобиоморфы: 7 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Typha laxmannii*, 8 — типично пресноводный псаммопелофильный *Butomus umbellatus*.

Секция 7. Высокие с ассимилирующими цветоносными стеблями и неразвитыми листьями. Экобиоморфа 9 — слабосолоновато-пресноводный детритопелофильный *Scirpus lacustris*.

Секция 8. Средневысокие с ассимилирующими цветоносными стеблями и неразвитыми листьями. Экобиоформа 10 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Scirpus tabernaemontani*.

Секция 9. Низкие с ассимилирующими цветоносными стеблями и редуцированными листьями. Экобиоморфы: 11 — типично пресноводный псаммопелофильный *Eleocharis acicularis*, 12 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *E. palustris*.

Секция 10. Средневысокие с яйцевидными листьями. Экобиоморфа 13 — типично пресноводный пелобионтный *Alisma plantago-aquatica*.

Секция 11. Низкие с яйцевидными листьями. Экобиоморфа 14 — типично пресноводный пелобионтный *Rorippa amphibia*.

Секция 12. Низкие с ланцетными и линейными листьями. Экобиоморфа 15 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Alisma gramineum*.

Группа 4. Плейстофиты.

Секция 13. Высокие с округлыми или овальными листьями. Экобиоморфы: 16 — типично пресноводный пелобионтный *Nuphar lutea*, 17 — типично пресноводный детритопелофильный *N. pumila*, 18 — условно-пресноводный детритопелофильный *Nymphaea candida*.

Класс 3. Длиннопобеговые клубневые.

Группа 5. Гидатофиты.

Секция 14. Высокие с щетиновидными очередными листьями. Экобиоморфа 19 — среднесолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Potamogeton pectinatus*.

Секция 15. Низкие с нитевидными очередными листьями. Экобиоморфа 20 — слабосолоновато-пресноводный пелобионтный *Potamogeton filiformis*.

Класс 4. Розеточные клубневые.

Группа 6. Гелофиты.

Секция 16. Средневысокие с линейными листьями. Экобиоморфы: 21 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Bolboschoenus maritimus*, 22 — условно-пресноводный детритопелофильный *Sparganium erectum*, 23 — типично пресноводный детритопелофильный *S. emersum*, 24 — типично пресноводный псаммопелофильный *Scirpus ehrenbergii*.

Секция 17. Средневысокие со стреловидными, ланцетными и линейными листьями. Экобиоморфа 25 — типично пресноводный пелобионтный *Sagittaria sagittifolia*.

Класс 5. Длиннопобеговые столонные.

Группа 2. Гелофиты.

Секция 18. Низкие с линейными мутовчатыми листьями. Экобиоморфа 26 — типично пресноводный детритопелофильный *Hippuris vulgaris*.

Группа 8. Плейстофиты.

Секция 19. Средневысокие с эллиптическими и ланцетными очередными листьями. Экобиоморфа 27 — условно-пресноводный детритопелофильный *Potamogeton natans*.

Секция 20. Низкие с ланцетными очередными листьями. Экобиоморфа 28 — типично пресноводный детритопелофильный *Potamogeton gramineus*.

Группа 9. Гидатофиты.

Секция 21. Высокие с ланцетными или овальными очередными листьями. Экобиоморфы: 29 — типично пресноводный пелобионтный *Potamogeton praelongus*, 30 — условно-пресноводный детритопелофильный *P. lucens*, 31 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *P. perfoliatus*.

Класс 6. Длиннопобеговые турионовые (укореняющиеся).

Группа 10. Гидатофиты.

Секция 22. Высокие с перисторассеченными на нитевидные доли мутовчатыми листьями. Экобиоморфа 32 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Myriophyllum spicatum*.

Секция 23. Средневысокие с перисторассеченными на нитевидные доли мутовчатыми листьями. Экобиоморфа 33 — условно-пресноводный детритобионтный *Myriophyllum verticillatum*.

Секция 24. Низкие с линейными очередными листьями. Экобиоморфы: 34 — условно-пресноводный детритопелофильный *Potamogeton friesii*, 35 — типично пресноводный детритопелофильный *P. berchtoldii*, 36 — типично пресноводный пелобионтный *P. pusillus*.

Секция 25. Средневысокие с эллиптическими или широколинейными очередными листьями. Экобиоморфы: 37 — типично пресноводный детритопелофильный *Potamogeton compressus*, 38 — типично пресноводный пелобионтный *P. crispus*.

Секция 26. Высокие с линейными мутовчатыми листьями. Экобиоморфа 39 — типично пресноводный псаммопелофильный *Elodea canadensis*.

Класс 7. Розеточные турионовые.

Группа 11. Плейстофиты.

Секция 27. Средневысокие с округлыми или почковидными листьями. Экобиоморфа 40 — типично пресноводный детритопелофильный *Hydrocharis morsus-ranae*.

Группа 12. Гидатофиты.

Секция 28. Средневысокие с линейными запасающимися листьями. Экобиоморфа 41 — условно-пресноводный детритопелофильный *Stratiotes aloides*.

Подтип 2. Свободноплавающие многолетние гидрофиты.

Класс 8. Длиннопобеговые турионовые (свободноплавающие).

Группа 13. Гидатофиты.

Секция 29. Средневысокие с рассеченными на нитевидно-линейные доли мутовчатыми листьями. Экобиоморфы: 42 — условно-пресноводный детритопелофильный *Ceratophyllum demersum*, 43 — слабосолоновато-пресноводный пелобионтный *C. submersum*.

Секция 30. Низкие с рассеченными на нитевидные доли очередными листьями, имеющими ловчие камеры. Экобиоморфы: 44 — слабосолоновато-пресноводный детритопелофильный *Utricularia vulgaris*, 45 — типично пресноводный детритобионтный *U. intermedia*.

Класс 9. Листецовые турионовые.

Группа 14. Плейстофиты.

Секция 31. Низкие с эллиптическими или округлыми листецами и водными корнями. Экобиоморфы: 46 — типично пресноводный детритопелофильный *Spirodela polyrrhiza*, 47 — условно-пресноводный пелобионтный *Lemna minor*.

Группа 15. Гидатофиты.

Секция 32. Низкие с ланцетными листецами и водными корнями. Экобиоморфа 48 — слабосолоновато-пресноводный детритопелофильный *Lemna trisulca*.

ТИП 2. Однолетние монокарпические цветковые гидрофиты

Подтип 3. Укореняющиеся однолетние гидрофиты.

Класс 10. Длиннопобеговые без зимующих почек.

Группа 16. Гидатофиты.

Секция 33. Средневысокие с линейными мутовчатыми листьями. Экобиоморфа 49 — слабосолоновато-пресноводный псаммопелофильный *Najas marina.*

Секция 34. Низкие с линейными мутовчатыми листьями. Экобиоморфа 50 — типично пресноводный пелобионтный *Caulinia minor.*

Секция 35. Низкие с нитевидными очередными листьями. Экобиоморфа 51 — среднесолоновато-соляноводный пелобионтный *Ruppia drepanensis.*

Секция 36. Низкие с волосовидными очередными листьями. Экобиоморфа 52 — среднесолоновато-соляноводный пелобионтный *Althenia filiformis.*

Секция 37. Средневысокие с рассеченными на волосовидные доли очередными листьми. Экобиоморфа 53 — условно-пресноводный псаммопелофильный *Batrachium circinatum.*

Секция 38. Низкие с рассеченными на волосовидные доли очередными листьями. Экобиоморфы: 54 — условно-пресноводный пелобионтный *Batrachium rionii*, 55 — слабосолоновато-пресноводный пелобионтный *B. trichophyllum.*

В заключение можно отметить, что данная система в определенной степени отражает морфологическую эволюцию водных цветковых трав, главным направлением которой является то, что наряду с появлением разнообразных вариантов водных геофитов на их основе возникали турионовые формы, вначале укореняющиеся, а затем свободноплавающие (рис. 1). При этом катагенетические изменения (редукция подземных побегов, корней, упрощение побеговой структуры до листеца и др.), связанные с переходом растений к жизни в экологически упрощенной водной среде, сопровождались прогрессивными идиоадаптационными изменениями, в первую очередь возникновением способности к формированию подводных зимующих почек, обеспечивающих быстрое возобновление многочисленного вегетативного потомства и эффективное использование ресурсов своеобразных экологических ниш. Таким образом, среди многолетников наибольшей степенью специализации к водной среде отличаются свободноплавающие турионовые экобиоморфы.

Система жизненных форм цветковых гидрофитов может иметь практическое значение для оценки фитоценотических и продукционных свойств видов, классификации водной макрофитной растительности, а также для разработки методов фитоиндикации и прогнозирования процесса зарастания естественных и искусственных водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В. Н. Об одной закономерности в экологии личинки Anopheles maculipennis. Оптимум высоты и густоты растительности // Мед. паразитология и паразитарные болезни. 1934. Т. 3, вып. 5. С. 361—377. — *Богдановская-Гиэнеф И. Д.* Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской области // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. Л., 1950. Т. 70, вып. 3. С. 192—217. — *Богдановская-Гиэнеф И. Д.* Водная растительность СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 12. С. 1728—1733. — *Быков Б. А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с. — *Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с. — *Быков Б. А.* Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с. — *Варминг Е.* Ойкологическая география растений. М., 1901. 542 с. — *Василевич В. И.* Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 5. С. 617—626. — *Воронов А. Г.* Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 348 с. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с. — *Гатцук Л. Е.* К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1974. Т. 39, вып. 3. С. 84—100. — *Голубев В. Н.* Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 8. С. 1085—1093. — *Голубев В. Н.* Принципы построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1972. Т. 77, вып. 6. С. 72—80. — *Доброхотова К. В., Ролдугин И. И., Доброхото-*

ва О. В. Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 191 с. — *Дылис Н. В., Карпов В. Г., Цельникер Ю. Л.* Изучение растительности как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.; Наука, 1966. С. 83—147. — *Зозулин Г. М.* Система жизненных форм высших растений // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 1. С. 3—20. — *Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с. — *Кокин К. А.* Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 160 с. — *Корелякова И. Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наукова думка, 1977. 200 с. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181 с. — *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 364—378. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. Предварительное сообщение // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26, № 3. С. 261—275. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 10—15. — *Леонова Т. Г.* Семейство рясковые (*Lemnaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 493—500. — *Мережко А. И., Смирнова И. Н., Горбик В. П.* Формирование зарослей рогоза узколистного и функциональная активность его корневой системы // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, № 1. С. 20—25. — *Падеревская М. И.* Биологические особенности почек высших водных и прибрежных растений и вопрос классификации их жизненных форм // Высшие водные и прибрежно-водные растения: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Борок, 7—9 сентября 1977. Киев: Наукова думка, 1977. С. 18—20. — *Поплавская Г. И.* Экология растений. М.: Советская наука, 1948. 295 с. — *Потапов А. А.* Вопросы физиологии и экологии погруженных макрофитов // Успехи современной биол. 1950. Т. 29, вып. 3. С. 429—441. — *Потульницкий П. М.* Эволюция жизненных форм высших водных растений // Четвертое московское совещ. по филогении растений. М., 1971. Вып. 2. С. 34—39. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Раменский Л. Г.* Водная и береговая растительность // Программы для ботанико-географических исследований. СПб., 1909. Вып. 1. С. 1—34. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с. — *Распопов И. М.* Макрофиты Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука, 1971. С. 21—87. — *Распопов И. М.* О некоторых понятиях гидроботаники // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 3. С. 20—25. — *Распопов И. М.* Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 198 с. — *Свириденко Б. Ф.* Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с. — *Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В.* Солевыносливость водных макрофитов Северного Казахстана. Алма-Ата, 1986. 25 с.; Деп. в КазНИИНТИ 17.02.86, № 1186. — *Серебряков И. Г.* Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1955. Т. 60, вып. 3. С. 71—91. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146—205. — *Серебрякова Т. И.* Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков // Науч. докл. высш. шк. (биол. науки). М., 1967. № 2. С. 61—73. — *Серебрякова Т. И.* Некоторые аспекты проблемы эволюции жизненных форм цветковых растений // Четвертое московское совещ. по филогении растений. М., 1971. С. 39—43. — *Серебрякова Т. И.* Учение о жизненных формах растений // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84—168. — *Серебрякова Т. И.* Экологические группы и жизненные формы растений // Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. С. 331—364. — *Серебрякова Т. И.* Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1980. Т. 85, № 6. С. 75—86. — *Смирнова Н. Н.* Эколого-фитоценотические особенности корневой системы прибрежно-водных растений // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 3. С. 60—72. — *Таубаев Т. Т.* Флора и растительность водоемов Средней Азии. Ташкент: Фан, 1970. 429 с. — *Тахтаджян А. Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Советская наука, 1948. 301 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитопопуляций как волновая функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7—33. — *Федченко Б. А.* Биология водных растений. М.; Л.: 1925. 132 с. — *Федченко Б. А.* Высшие растения // Жизнь пресных вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 311—338. — *Хохряков А. П.* Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости» // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 141—155. — *Хохряков А. П.* Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с. — *Шаркинене И. В.* Анализ флоры и растительности озер восточной и южной частей Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Советская наука, 1950. 375 с. — *Экзерцев В. А.* Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 6. С. 10—13. — *Экзерцев В. А.* Флора Иваньковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. С. 104—142. — *Юрцев Б. А.* Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1976. Т. 42. С. 9—44. — *Aber A.* Water plants. A study of aquatic angiosperms. New York, 1972. 436 p. — *Carigan R., Calff J.* Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? // Science. 1980. Vol. 207, N 4434. P. 987—989. — *Corner E. J. H.* Debunking the new morphology // New Phytol. 1966. Vol. 65, N 3. P. 398—404. — *Gams H.* Die höhere Wasservegetation // Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Berlin; Wein, 1926. Abt. 9, Tl 2, Hf 4. S. 713—750. — *Hejny S.* Okologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slovakischen Tiefebenen (Donau und Threissgebiet). Bratislava, 1960. 489 s. — *Hutchinson G. E.* A treatise on limnology. New York; London; Sydney; Toronto, 1975. 660 p. — *Yeo R.* Life history of sago pondweed // Weeds. 1965. Vol. 13. P. 314—321. — *Sculthorpe C. D.* The biology of aquatic vascular plants. London, 1971. 610 p.

Петропавловский педагогический
институт

Получено 6 VII 1990

SUMMARY

The morphology of aquatic flowering plants and the principles of classification of their life forms are considered. On the basis of biological, morphological and ecological parameters of hydrophytes a system of life forms, reflecting ecobiomorphological features of 55 species, is worked out. Practical application of this system is possible in the study of the structure and productivity of associations of aquatic plants.

УДК 581.5 : 551.584.4 : 631.4(477—924.85)

© 1991 г.

Я. П. Дидух, П. Г. Плюта, Г. Н. Каркуциев

ОПЫТ ФИТОИНДИКАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ ЭКОТОПОВ ДОЛИНЫ р. ВОРСКЛЫ

Ya. P. DIDUKH, P. G. PLOUTA, G. N. KARKUTSIEV. AN ATTEMPT OF PHYTOINDICATION OF ECOLOGICAL REGIMES IN THE ECOTOPES OF THE VORSKLA RIVER VALLEY

На основе экологических шкал видов растений произведен расчет радиационного баланса, влажности, континентальности и морозности климата; влажности, переменности увлажнения, трофности, кислотности почв; освещенности ценоза для экотопов профиля долины р. Ворсклы (Диканский—Котелевский р-ны Полтавской обл.). Смена расчетных показателей экологических факторов коррелирует с показателями, установленными экспериментально. На основе градиентного анализа вычленены ведущие факторы, обусловливающие распределение сообществ в ландшафте, установлена степень корреляции между сменой отдельных экологических факторов. Предложенный метод позволяет легко оценить экологические режимы и диагностировать зависимость изменения растительного покрова от их смены, что имеет важное практическое значение.

Использование растительного покрова в качестве индикатора условий среды имеет важное практическое значение, особенно в связи с проведением экологических экспертиз и составлением прогнозов. Научное обоснование связи растительности и среды впервые дал E. Warming в 1896 г. (Варминг, 1902). Подробный обзор фитоиндикационных методик имеется в работах С. В. Викторова с соавторами (1962), А. А. Корчагина (1968) и др. Мы выделяем четыре периода в развитии этого направления, в основе которых лежат следующие моменты развития экологических и ботанических дисциплин: 1) зарождение и развитие научных основ экологии видов растений; 2) формирование геоботаники, почвоведения, ландшафтоведения; 3) выделение и развитие фитоиндикации как самостоятельного научного направления на основе фитоиндикационных характеристик отдельных видов; 4) разработка и использование экологических шкал видов для оценки величины и динамики экологических факторов. Резюмируя представления о фитоиндикации на современном этапе, Д. Н. Цыганов (1983) считает, что ее задачей является установление зависимостей между сменой ботанических параметров (сообществ, экологических групп или отдельных видов, морфологических состояний индивидов и т. д.) и определенными качественными и количественными параметрами состояния среды, включая как косные, так и биотические ее компоненты. Единицами измерения условий среды являются ступени экологического ряда по определенному фактору, установленные по признакам растительности и выраженные в баллах.

В настоящее время разработаны шкалы для более чем 3000 видов растений, на основе которых возможна оценка таких экологических факторов, как радиационный баланс, влажность, континентальность и морозность климата; влажность, переменность увлажнения, трофность, кислотность почв, освещенность внутри ценоза и других показателей (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956; Zolyomy et al., 1966; Цаценкин, 1970; Landolt, 1977; Ellenberg, 1979; Цыганов, 1983; Zarzycki, 1984; Frank, Klotz, 1988, и др.). Вслед за Л. Г. Раменским с соавторами (1956), B. Zolyomy (1966), H. Ellenberg (1979) мы провели расчет режимов

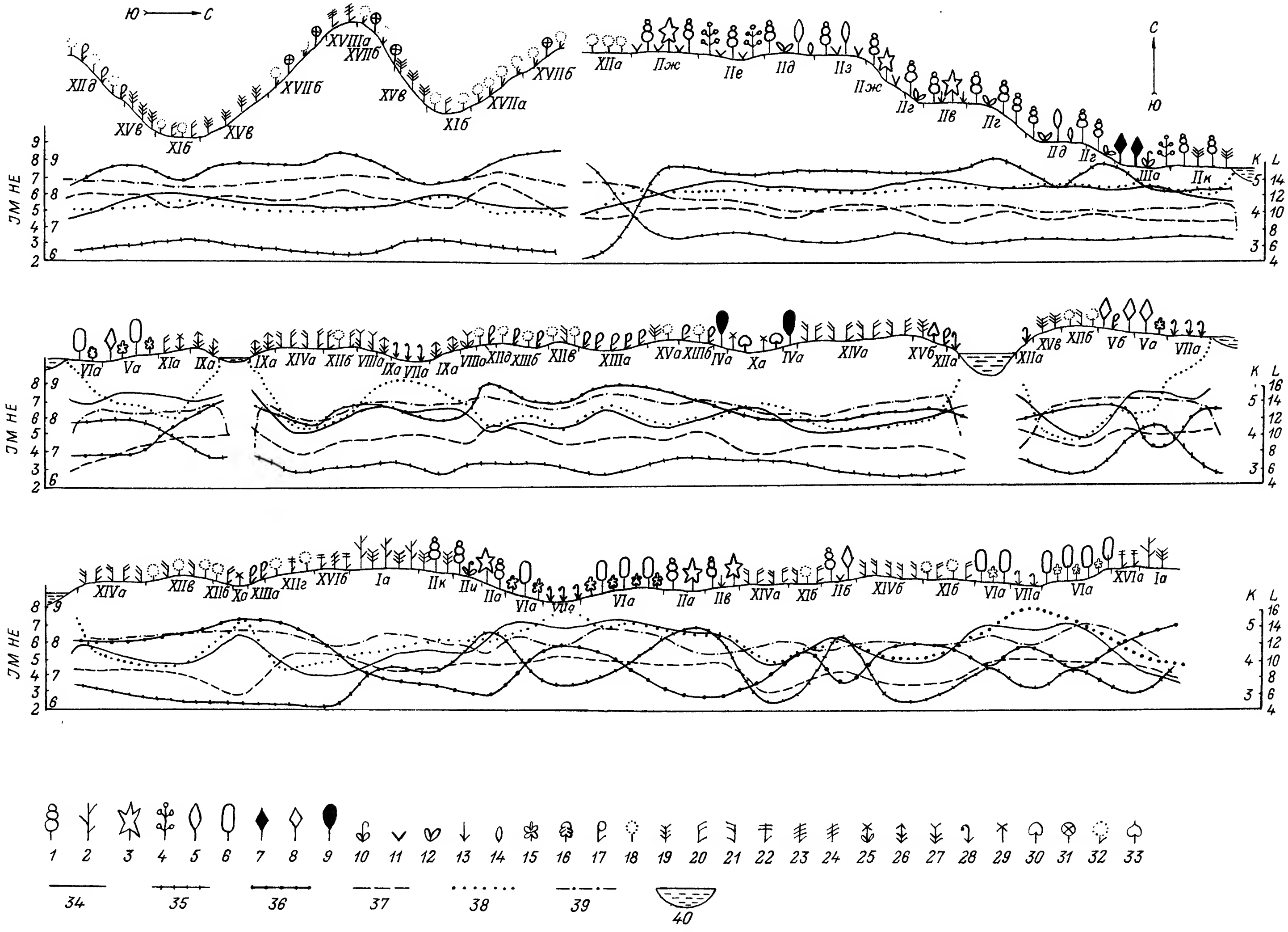

Ю → С
С
Ю
ЭМ НЕ
К L
XIIд XVв XIб XVв XVIIб XVIIIа XVIIб XVв XIб XVIIа XVIIб
XIIа IIж IIе IIд IIз IIж IIг IIв IIг IIд IIг IIIа IIк
VIIа Va XIa IXa IXa XIVa XIIб VIIIa IXa VIIa IXa VIIIa XIIд XIIIб XIIв XIIIa XVa XIIIб IVa Xa IVa XIVa XVб XIIa XIIa XVв XIIб Vб Va VIIa
XIVa XIIв XIIб Xa XIIIa XIIг XVIб Ia IIк IIи IIa VIa VIIa VIa IIa IIв XIVa XIб IIб XIVб XIб VIa VIIa VIa XVIa Ia
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33
34 35 36 37 38 39 40

Рис. 1. Закономерности изменения экологических параметров в зависимости от смены растительности в долине р. Ворскла.

1 — Quercus robur L., *2 — Pinus sylvestris* L., *3 — Acer platanoides* L., *4 — Fraxinus excelsior* L., *5 — Carpinus betulus* L., *6 — Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *7 — Populus iremula* L., *8 — P. alba* L., *9 — Salix fragilis* L., *10 — Convallaria majalis* L., *11 — Carex pilosa* Scop., *12 — Asperula odorata* L., *13 — Aegopodium podagraria* L., *14 — Asarum europaeum L.*, *15 — Urtica dioica* L., *16 — Filipendula denudata* (J. et C. Presl.) Fritsch, *17 — Elytrigia repens* (L.) Nevski, *18 — Poapratensis* L., *19 — Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. *20 — Festuca pratensis* Huds., *21 — F. rubra* L., *22 — F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *23 — F. valesiaca* Gaud., *24 — Koeleria delavignei* Czern. ex Domin., *25 — Dactylis glomerata* L., *26 — Carex acuta* L., *27 — C. vesicaria* L., *28 — Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *29 — Agrostis stolonifera* L., *30 — Potentilla anserina* L., *31 — Medicago falcata* L., *32 — Poa angustifolia* L., *33 — Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *34* — азотный режим *I*, *35* — освещенность в ценозе *K*, *36* — общий солевой режим (трофность) *H*, *37* — кислотность *E*, *38* — влажность *L*, *39* — переменность увлажнения, *M*, *40* — водоемы. Ассоциации: *Ia* — Pinetum calamagrostidosum (epigei), *IIa* — Populeto (tremulae) — Acereto (platanoidis) — Quercetum urticosum (dioicae), *IIb* — Populeto (tremulae) — Quercetum coryloso—aegopodiosum, *IIв* — Acereto—Quercetum aegopodiosum, *IIг* — Quercetum asperulosum (odoratae), *IIд* — Carpineto— Quercetum asperulosum, *IIе* — Fraxineto—Quercetum caricosum (pilosae), *IIж* — Acereto—Quercetum caricosum (pilosae), *IIз* — Carpineto—Quercetum caricosum (pilosae, *IIи* — Quercetum franguloso—convallariosum, *IIк* — Quercetum pteridioso—calamagrostidosum (epigei), *IIIa* — Fraxineto—Populetum (tremulae) convallariosum, *IVa* — Salicetum fragilis, *Va* — Populetum (albae) urticosum (dioicae), *Vб* — Populetum (albae) elytrigiosum (repentis), *VIa* — Alnetum urticosum (dioicae), *VIIa* — Glycerietum maximae, *VIIIa* — Caricetum vesicariae, *IXa* — Caricetum acutae, *Xa* — Agrostidetum (stoloniferae) potentillosum (anserinae), *XIa* — Festucetum (pratensis) dactylosum (glomeratae), *XIб* — Festucetum (pratensis) poosum (pratensis), *XIIa* — Poetum pratensis, *XIIб* — Poetum (pratensis) festucosum (pratensis), *XIIв* — Poetum festucosum (rubrae), *XIIг* — Poetum festucosum (pseudovinae), *XIIд* — Poetum elytrigiosum (repentis), *XIIIa* — Elytrigietum (repentis), ranunculosum (repentis), *XIIIб* — Elytrigietum poosum (pratensis), *XIVa* — Festucetum (rubrae) festucosum (pratensis), *XIVв* — Festucetum rubrae, *XVa* — Calamagrostidetum (epigei) poosum (pratensis), *XVб* — Calamagrostidetum petasitoso—elytrigiosum (repentis), *XVв* — Calamagrostidetum epigei, *XVIa* — Festucetum pseudovinae, *XVIб* — Festucetum koeleriosum (delavignei), *XVIIa* — Poetum angustifoliae, *XVIIб* — Poetum medicagosum (falcatae), *XVIIIa* — Festucetum (valesiacae) artemisiosum (repentis).

экологических факторов на основе всего видового состава сообществ, а не по отдельным специальным видам. Оценка режима фактора дается исходя из средних значений амплитуд толерантности видов к тому или иному фактору

$$Y=\sum_{i=1}^{n} X_i/n,$$

где Y — среднее значение режима фактора среды (в баллах); X_i — значение середины амплитуды телерантности вида к данному фактору; n — число видов в описании, по которым имеются сведения.

В качестве модельного объекта для проведения таких исследований нами был использован экологический профиль, заложенный перпендикулярно долине р. Ворсклы от с. Милорадово Котелевского р-на до с. Михайловка Диканьского р-на Полтавской обл., общей протяженностью свыше 10 км. Природные условия в районе приложенного профиля типичны для Левобережной лесостепи Украины. Долина р. Ворсклы имеет хорошо развитую пойму, надпойменные песчаноборовую (на левом берегу, относительной высотой около 10 м) и значительно более высокую (20—50 м, с правого берега) ступенчатую лессовую террасы. Ширина поймы достигает 6—7 км. Сложена она аллювиальными песками с прослоями суглинков, глин и болотных мергелей. На поверхности ее выделяются прирусловая бугристая полоса, центральная супесчаная равнинная пойма и притеррасные болотные понижения. Контрастность почвенно-геоморфологических условий поймы и профиля в целом свидетельствует о высокой вариабельности экологических условий, в первую очередь водного режима местообитаний, что соответственно отражается в изменении параметров растительного покрова.

На правом коренном берегу р. Ворсклы, расположен известный из литературы лесной массив «Парасоцкий лес», часть которого является памятником природы республиканского значения. Господствует в древостое *Quercus robur* L. (отдельные участки имеют возраст до 150 лет), содоминируют *Fraxinus excelsior* L., *Acer platanoides* L., *Carpinus betulus* L. В травяном покрове в зависимости от изменения рельефа доминируют типичные для лесостепи неморальные виды: на плоских выровненных участках — *Asperula odo-*

rata L., на крутых дренируемых склонах — *Carex pilosa* Scop., в понижениях — *Aegopodium podagraria* L. В аналогичных орографических условиях крутые обезлесенные склоны правого берега занимают луговые группировки Calamagrostideta epigei, Poeta angustifoliae, на более сухих экотопах развиваются луговые степи Festuceta valesiacae, а в понижениях рельефа — луга Poeta pratensis, Elytrigieta repentis и др. (рис. 1). Пойма правого берега занята в основном луговыми группировками (Poeta pratensis, Festuceta pratensis, Elytrigieta repentis), на аллювиальных песках прирусловой части формируются сообщества Festuceta rubrae, Calamagrostideta epigei, в притеррасных понижениях — болота из Cariceta vesicariae, C. acutae, Glycerieta maximae, а также водные сообщества. В понижениях между гривами прирусловой части сохранились группировки из *Populus alba* L. и *Salix fragilis* L., а в притеррасных понижениях вблизи коренного берега — из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

Левобережная часть поймы более контрастна по экологическим условиям. Здесь также сохранились рощи из *Populus alba*, а в условиях достаточного проточного увлажнения — из *Alnus glutinosa.* Боровая терраса покрыта сосновыми лесами с доминированием в травостое *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., фрагментарно — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. В понижениях на супесчаных почвах доминирующая роль в древостое переходит к *Quercus robur*, в травяном покрове доминируют *Convallaria majalis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Urtica dioica* L. Луга представлены сообществами, аналогичными отмеченным для поймы правого берега. Кроме того на месте сосновых лесов формируются сообщества из *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Calamagrostis epigeios.*

Полевые исследования на профиле проводились в июне 1989 г. и включали геоботанические описания участков, отбор почвенных образцов для последующего анализа, измерение влажности почв, освещенности под пологом древесного яруса. Полученные геоботанические описания (ок. 60 шт.) всего разнообразия ассоциаций были сведены в валовую таблицу, где каждый вид был охарактеризован по экологическим фитоиндикационным шкалам (Цыганов, 1983). На основе обработки материалов с помощью ЭВМ была дана экологическая характеристика каждого сообщества по приведенной выше формуле. Экологические показатели конкретных местообитаний нанесены на экологический профиль (рис. 1) и сведены до уровня формаций в таблице.

Рассмотрим результаты оценки экологических режимов сообществ, полученные на основе методов фитоиндикации.

Первую группу экологических факторов составляют климатические: радиационный баланс, континентальность, влажность и морозность климата. Шкалы изменения этих факторов составлены E. Landolt (1977), H. Ellenberg (1979), Д. Н. Цыгановым (1983), D. Frank, S. Klotz (1988) и другими путем наложения ареала вида на картосхему изолиний того или иного фактора. Точность их зависит от степени детализации исходных материалов (ареалов каждого вида растений), а также выбора климатических факторов, которые лимитируют распространение видов. Разрешающая способность метода в настоящее время ограничивается недостатком сведений о географическом ареале многих видов.

Согласно расчету годового радиационного баланса *P* на основе шкалы Цыганова (1983), этот показатель на профиле колеблется от 8.1 до 9 баллов, что соответствует амплитуде 40.5—45 ккал/см^2 · год. Минимальный показатель характерен для сосновых лесов, максимальный — для ольховых (см. таблицу). Для метеостанции г. Полтава годовой радиационный баланс равен 42.2 ккал/см^2 · год, т. е. 8.44 балла, что весьма точно совпадает с показателями для лугов этого региона. Все эти результаты хорошо согласуются с литературными данными, согласно которым радиационный баланс леса больше, чем луга или степи, что объясняется меньшим альбедо леса (Lützke, 1966, 1969; Раунер и др., 1967).

Средние характеристики экологических режимов формаций долины р. Ворсклы

№ п. п.	Формации	Число описаний	Средние значения экологических режимов в баллах									
			Радиационный баланс, P	Континентальность климата, R	Влажность климата, S	Морозность климата, T	Влажность почвы, L	Переменность увлажнения, M	Общий солевой режим почв (трофность), H	Кислотный режим, почв, E	Азотный режим почв, I	Освещенность, K
I	Pineta sylvestris	2	8.1	8.5	8.0	7.7	10.8	6.3	6.9	7.2	4.9	3.8
II	Querceta roboris	12	8.6	8.3	8.0	8.2	12.3	5.7	6.6	7.3	6.3	4.9
III	Populeta tremulae	2	8.6	8.3	8.0	8.4	13.0	4.8	6.6	7.2	6.3	4.6
IV	Saliceta fragilis	2	8.6	8.6	7.8	7.8	14.2	6.4	7.9	6.8	6.6	3.2
V	Populeta albae	3	8.8	8.6	7.7	8.3	12.5	6.6	7.4	7.3	7.0	4.0
VI	Alneta glutinosae	2	9.0	8.8	7.7	8.4	13.8	6.6	7.1	7.0	6.8	4.0
VII	Glycerieta maximae	3	8.4	8.4	8.1	7.6	16.0	6.2	8.0	7.3	6.4	3.4
VIII	Cariceta vesicariae	2	8.2	8.8	7.7	7.6	14.0	6.5	8.3	7.2	6.4	3.2
IX	Cariceta acutae	3	8.3	8.7	7.7	7.6	15.4	6.7	8.2	7.4	6.5	3.1
X	Agrostideta stoloniferae	1	8.4	8.9	7.8	7.6	14.5	6.4	8.6	6.4	6.5	2.6
XI	Festuceta pratensis	3	8.4	8.7	7.6	8.0	10.9	6.4	8.0	7.2	5.5	3.1
XII	Poeta pratensis	9	8.5	8.8	7.6	7.9	9.8	6.4	8.4	7.4	5.0	2.8
XIII	Elytrigieta repentis	2	8.4	9.1	7.6	7.9	12.8	7.0	8.8	7.5	6.0	3.0
XIV	Festuceta rubrae	5	8.3	8.6	7.7	7.8	10.1	5.8	7.7	6.9	4.9	2.8
XV	Calamagrostideta epigei	4	8.4	8.8	7.6	7.9	10.8	6.6	8.5	7.5	5.6	3.0
XVI	Festuceta pseudovinae	2	8.6	9.2	7.3	7.9	9.6	5.8	8.0	7.5	4.4	2.7
XVII	Poeta angustifoliae	3	8.5	9.0	7.4	7.9	9.6	6.7	9.0	7.6	5.1	2.8
XVIII	Festuceta valesiacae	1	8.7	9.2	7.4	8.0	9.7	6.8	9.1	8.0	5.1	2.7

Значения континентальности климата R колеблются от 7.9 до 9.5 балла (7 — субматериковый тип режима, 9 — материковый). Минимальные значения по этому фактору наблюдаются для лесов, максимальные — для остепненных лугов (Festuceta pseudovinae и F. valesiacae), что согласуется с общеизвестными закономерностями приуроченности лиственных лесов к океаническим регионам, а степей — к континентальным. Учитывая то, что степень континентальности прямо пропорциональна годовой амплитуде температуры (Борисов, 1967), а экспериментальные данные говорят о том, что последний показатель ниже в лесах (Молчанов, 1961; Литвак, 1962; Изотов, 1965), полученные нами результаты можно считать достоверными.

Влажность климата S по шкалам Цыганова определяется через разность осадки—испаряемость $(W-E_0)$. На профиле этот параметр составляет 7.2—8.4 балла, что при переводе в физические величины составляет от —160 мм/год для сухих местообитаний (Festuceta pseudovinae) до +80 мм/год — для влажных (Glycerieta maximae). По абсолютной величине полученные цифры лежат в пределах допустимого, поскольку для метеостанции Полтава установлено, что $W=585$ мм, $E_0=740$ мм, $W-E_0=155$ мм, что соответствует 7.7 балла. Этот балл характерен для луговых формаций (см. таблицу), более всего отражающих условия расположения метеостанций.

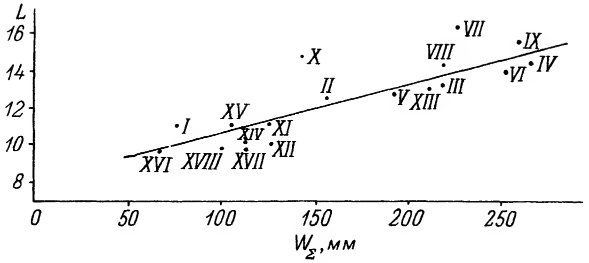


Рис. 2. Зависимость между определенными методами фитоиндикации режимом влажности почв (L, в баллах) и запасами влаги в 50-сантиметровом слое почвы (W_Σ, мм) для сообществ долины р. Ворскла (названия формаций см. таблицу).

Морозность климата T определяется средней температурой самого холодного месяца (обычно января). Растительный покров профиля показывает, что T — 7.3—8.7 балла, что соответствует —10.8÷—5.2 °С. Средняя температура января в Полтаве составляет —6.9 °С, Зенькове — —7.2 °С (8.3—8.2 балла). Расхождения между результатами фитоиндикации на ровных, открытых местоположениях и данными метеостанций достигают 1 °С (растительность указывает на более низкую температуру января), хотя фактические значения температур укладываются в их индицируемый диапазон. По предварительным расчетам такое же расхождение по этому фактору наблюдается и для других профилей, заложенных в разных областях Украины, что требует отдельного анализа. Вместе с тем тенденция изменения морозности в пределах профиля подтверждается имеющимися в литературе сведениями о том, что, например, в январе в лесу теплее, чем на открытом пространстве (Клинцов, 1969; Протопопов, 1975).

Вторую группу составляют факторы топологического уровня: влажность почвы, переменность увлажнения, кислотность, засоление, азотный режим почв.

Шкала влажности почв L включает 23 типа — от пустынного до водного. На исследованном профиле этот показатель колеблется от переходного между лугово-степным и среднестепным (8.8 балла) до переходного между сыро- и болотнолесолуговым (16.1 балла). Значения влажности почв, рассчитанные на основе метода фитоиндикации, достаточно тесно коррелируют с реальными запасами (W_Σ) влаги в метровом слое почвы, полученными на основе экспериментальных измерений. Как видно из рис. 2, между L и W_Σ существует достоверная, положительная, средней силы корреляция. Коэффициент линейной корреляции Браве—Пирсона (r) составляет 0.79, его погрешность $S_r=0.09$, критерий Стьюдента $t=8.88$, достоверность корреляции $P_0<0.001$. С помощью критерия Блекмана была доказана линейность зависимости между L и W_Σ, что позволило на основе метода наименьших квадратов вывести уравнение регрессии (Терентьев, Ростова, 1977).

$$L=0.0253 \cdot W_\Sigma+8.00.$$

Погрешность уравнения регрессии $m_{y_x}=0.32$.

Существование линейных зависимостей между качественным показателем влажности почвы, определенным по растительности, L и экспериментально определенными влагозапасами позволяет подойти к вопросу о количественной сути эмпирически установленных градаций гигротопов («сухие», «свежие», «влажные» и т. п.), широко употребляемых в научных и прикладных исследованиях. Есть высказывания о том, что, по данным растительности, среда оценивается в небольшом числе градаций, причем последние не имеют равного интервала, а в соответствии с природой биологических закономерностей часто характеризуются логарифмически возрастающим интервалом (Миркин, Розенберг, 1978). Наши выводы, хотя и полученные на локальном материале, но с достаточно широким охватом гигротопов (от 8 до 16), свидетельствуют о четком физическом смысле градаций влажности, а линейность зависимости между L и W_Σ — о равновеликости интервалов в фитоиндикационной шкале влажности почв. Л. Г. Раменский (Раменский и др., 1956), размышляя о том, можно ли считать равновеликими интервалы условий и состояния растительности между смежными ступенями каждого экологического ряда, допускал, что эти интервалы могут быть близкими в средних частях экологических рядов (что получено нами) и становятся более широкими в концах ряда вследствие меньшей чувствительности растительных группировок к смене условий в более дискомфортной обстановке. Поэтому необходимо расширение опытов еще и на более сухие и более влажные условия, чем на профиле.

Характеристика режима влажности почв *L* может быть результатом как равномерного водного питания на протяжении года, так и резких его колебаний вокруг среднего уровня. В связи с этим Раменским (1938) введено понятие переменности увлажнения *M*, дополняющее гидрологическую характеристику экотопа *L*, и разработана соответствующая шкала. На профиле амплитуда *M* составляет 4.7—7.2 балла, т. е. от слабопеременного (5 баллов) до умеренно переменного (7 баллов) увлажнения. Полученный материал говорит о том, что между *L* и *M* корреляции нет, т. е. одна и та же средняя влажность почвы может быть обеспечена разными режимами ее сезонного хода. Это позволяет в значительной степени объяснить факт совместного произрастания растений как типично луговых и даже болотных степеней увлажнения, так и степных. Такие сочетания в действительности наблюдаются в условиях значительной изменчивости увлажнения (в прирусловой части поймы: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Festuca pseudovina*). При равномерном увлажнении и лугово-степные, и болотные экотопы имеют более однородный набор гидроморф. Нанесенная на рис. 1 кривая *M* показывает, что на суходольных лугах этот показатель более или менее постоянен и указывает на слабо- и умеренно переменное увлажнение. Лесные ценозы, находящиеся практически в тех же грунтово-гидрологических условиях, характеризуются слабопеременным увлажнением, что еще раз подтверждает средостабилизирующую роль лесных экосистем. В пойме мозаичность *M* возрастает, особенно велик градиент его в прирусловой части поймы. Максимума горизонтальный градиент *M* достигает вблизи водоемов и болот, окруженных микроповышениями.

Химические факторы почвенного плодородия характеризуются по трем фитоиндикационным шкалам: общего солевого режима *H*, азотного *I* и кислотного режима почв *E*.

Общий солевой режим (трофность) на профиле имеет показатели от 6.4 (6 — промежуточный между небогатыми и довольно богатыми почвами) до 9.1 балла (9 — богатые почвы). В ценотическом отношении наиболее бедны солями серые лесные почвы под лиственными и хвойными лесами (асс. Acereto—Quercetum urticosum, A.—Q. aegopodiosum, Carpineto—Quercetum caricosum/pilosae) (см. таблицу), наиболее богаты — черноземовидные смытые почвы под остепненными лугами (Poeta angustifoliae, Festuceta valesiacae). Это соответствует тому, что в зонах недостаточного увлажнения леса занимают относительно малоплодородные почвы, хотя продуктивность древесных растений на этих почвах максимальна (Ремезов, Погребняк, 1965).

Азотный режим почв по профилю изменяется от 3.9 (3 — очень бедные) до 7.4 балла (7 — достаточно обеспеченные азотом). Известно, что содержание азота в почве коррелирует с содержанием органики, поэтому самый высокий балл *I* наблюдается в достаточно увлажненных экотопах под лесами Populeta albae, Alneta glutinosae, Saliceta fragilis.

Кислотность почв по профилю индицируется значениями от 6.4 до 8.2 балла, что соответствует амплитуде pH от 5.7 до 6.5, т. е. все почвы укладываются в диапазон слабокислых и нейтральных с возрастанием pH от сырых (Agrostideta stoloniferae) до сухих почв (Festuceta valesiacae).

Последний фактор — световой режим *K* — принадлежит к группе ценоклиматических, т. е. создающихся самим сообществом под своим пологом. Световой

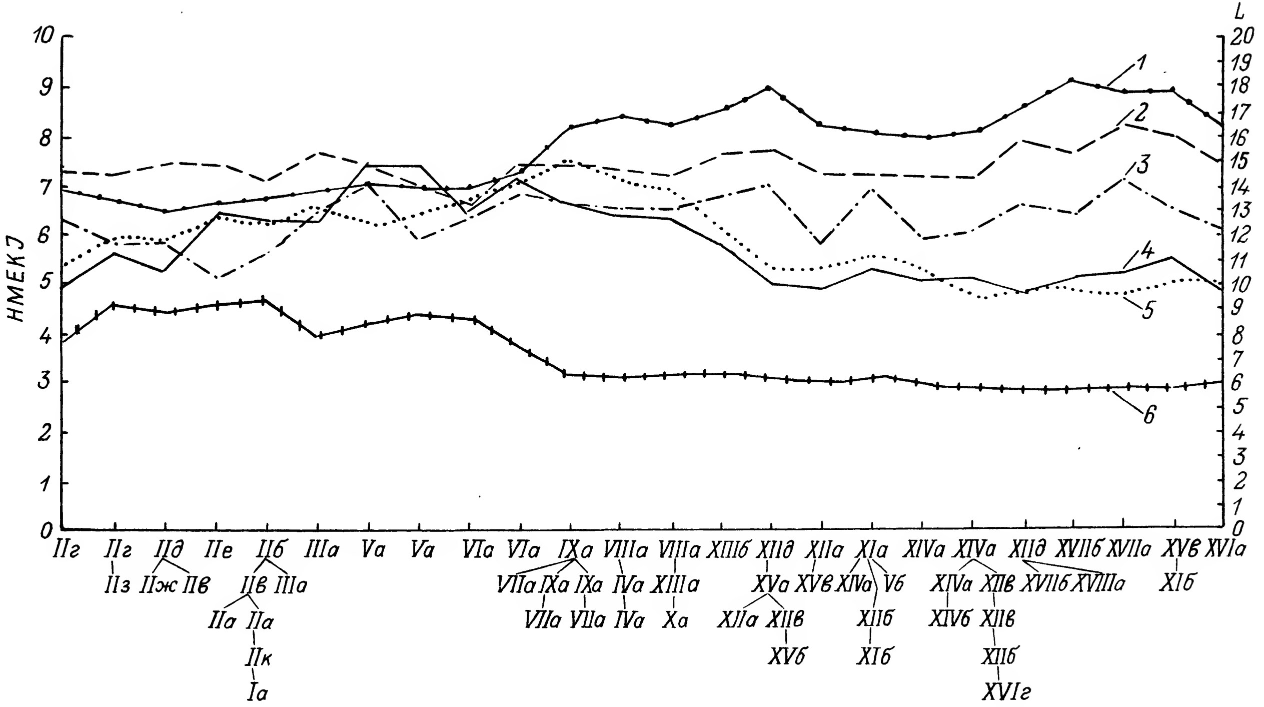


Рис. 3. Зависимость между сменой растительных ассоциаций и важнейшими экологическими факторами.

1 — общий солевой режим, *2* — кислотность почв, *3* — переменность увлажнения, *4* — содержание азота, *5* — влажность почв, *6* — освещенность. Названия ассоциаций см. рис. 1.

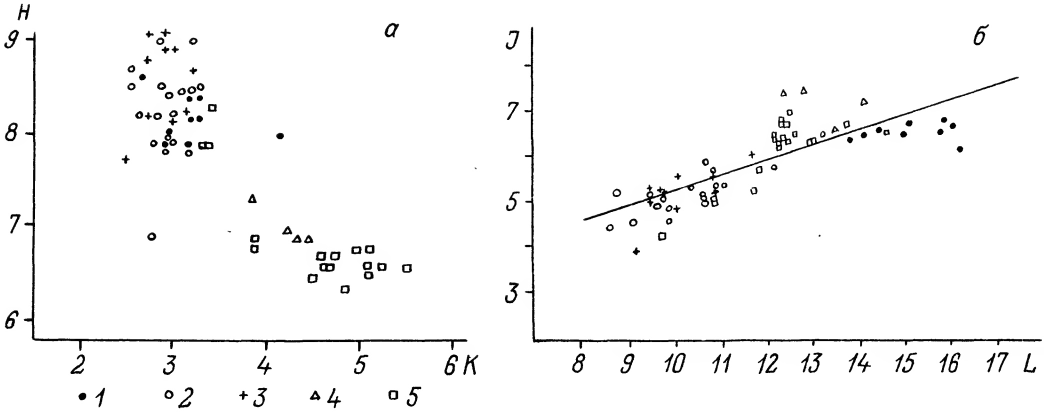


Рис. 4. Зависимость (в баллах) между: *а* — сменой общего солевого режима (*H*) и освещенностью экотопа (*K*); *б* — содержанием азота в почве (*I*) и ее влажностью (*L*).

1 — болота, *2* — луга, *3* — псаммофитные луга, *4* — лесные болота, *5* — леса.

режим фитоценозов на профиле индицируется на основе шкал Ellenberg (1979) и характеризуется значениями от 2.4—2.5 балла на открытых местах (Agrostideta stoloniferae, Poeta pratensis, Festuceta pseudovinae и др.) до 5.5 (Quercetum asperulosum/odoratae), что отвечает условиям переходным от светлых до тенистых лесов.

Закономерным является вопрос о соответствии данных фитоиндикационных шкал параметрам среды в абсолютных единицах. Как было показано выше на основе анализа увлажнения почвы, между этими показателями существует взаимосвязь. Для одних параметров можно провести перерасчет в абсолютные единицы, для других — нельзя. Объективность полученных данных для фитоценозов базируется на научности методики составления экологических шкал для конкретных видов. Вместе с тем фитоиндикационные баллы дают, с одной стороны, некую среднюю оценку экологических факторов за весь период вегетации, а с другой — такая оценка складывается как среднее из суммарной оценки всего видового состава сообщества. Это свидетельствует о том, что получаемые результаты носят стохастический характер и их проверка вряд ли может быть проведена традиционными физико-химическими методами, а требует разработки соответствующих методов исследования, что может быть сделано на основе анализа более обширного материала.

Полученные данные дают возможность оценить смену растительных сообществ по отношению к изменению экологических факторов в ландшафте, вычленить роль каждого экологического фактора. В основе этой операции лежит градиентный анализ (Уиттекер, 1980). С этой целью был использован ряд математических приемов, позволяющих изложить результаты в наиболее удобной форме.

При вычленении ведущих экологических факторов мы исходили из следующих утверждений. Поскольку ведущий фактор определяет пространственное изменение сообществ в ландшафте, то, с одной стороны, изменение видового состава последних должно в наибольшей степени коррелировать с изменением данного фактора на определенном участке рельефа, а с другой, — учитывая большое разнообразие сообществ (от болот до остепненных лугов, лиственных и сосновых лесов), изменение этого фактора должно отличаться значительным градиентом. С этой целью мы провели сравнение видового состава растительных сообществ методом Жаккара и на основе полученных коэффициентов видового сходства построили дендрит (рис. 3), имеющий вид прямой линии от лиственных лесов (IIг Quercetum asperulosum/odoratae) до пустошных лугов

(XVIa Festucetum pseudovinae) с небольшими ответвлениями. Отражая линейную часть дендрита растительных сообществ в качестве оси абсцисс, откладываем на оси ординат величину (в баллах) каждого из факторов, характерную для того или другого фитоценоза только линейной части дендрита и строим соответствующие графики.

Как видно из рис. 3, наибольшей вариабельностью отличается влажность почвы *L*. Следовательно, именно этот фактор в наибольшей степени влияет на распределение сообществ в ландшафте р. Ворсклы. Вместе с тем максимальные значения влажности приурочены к средней части дендрита и снижаются к краю. Это означает, что существуют иные экологические факторы, которые «разводят» растительные сообщества с одинаковой влажностью к разным полюсам дендрита.

Как известно из литературы, одним из важнейших факторов распределения сообществ в ландшафте является смена трофности почв (Ремезов, Погребняк, 1965). Показатель этого фактора для данных сообществ закономерно возрастает от 6.4 балла (тенистые леса ассоциации Acereto—Quercetum urticosum/dioicae) до 9.1 (освещенные луговые степи ассоциаций Poetum/angustifoliae/medicagosum/falcatae/, Festucetum/valesiacae/artemisiosum/repentis), т. е. изменяется в зависимости от освещенности в ценозах. Как видно из рис. 3, кривые освещенности и трофности коррелируют. Чтобы оценить степень корреляции между этими показателями, строим матрицу, где на оси абсцисс откладываем величину освещенности, а на оси ординат — трофности каждого сообщества. Полученные данные (рис. 4, *а*) отличаются обратнолинейной зависимостью.

Закономерности такой смены позволяют ответить на вопрос, почему одно крыло дендрита составляют тенистые сообщества лесного типа, а другое — освещенные травянистые. Изменение степени освещенности внутри ценозов определяет закономерности смены их видового состава.

Кроме оценки зависимости между трофностью и освещенностью, возможна оценка степени корреляции между изменением других факторов.

Для различных почв США было установлено (Иенни, 1948), что в одинаковых условиях термоклимата (вдоль изотермы 11 °С) существует линейная зависимость ($r=0.946$) между валовым содержанием азота в почве и суммой осадков за год, а также установлена прямая зависимость логарифмического типа между содержанием азота и влажностью хорошо дренированных почв. Сопоставив полученные нами оценки режима влажности и азотного режима почв, получим довольно тесную зависимость линейного типа (рис. 4, *б*), описываемую уравнением вида $I=0.32L+2.00$. Ошибка уравнения регрессии $m_{y_x}=0.09$. Коэффициент корреляции $r=0.74$, $S_r=0.06$.

Таким образом, предложенный нами метод фитоиндикации позволяет вскрыть важные закономерности в смене экологических факторов и установить степень корреляции между ними, оценить зависимость смены растительного покрова от внешних условий, определить место каждого синтаксона в системе координат экологических показателей, что имеет важное практическое значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов А. А. Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967. 296 с. — *Варминг Е.* Распределение растений в зависимости от внешних условий. (Экологическая география растений). СПб., 1902. 474 с. — *Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д.* Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1962. 228 с. — *Иенни Г.* Факторы почвообразования. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 348 с. — *Изотов В. Ф.* Влияние заболоченных лесов Севера на температуру воздуха // Лесн. хоз-во. 1965. № 3. С. 7—11. — *Клинцов А. П.* Микроклиматическая и гидрологическая роль лесов Сахалина. Южно-Сахалинск: Облиздат, 1969. 180 с. — *Корчагин А. А.* Некоторые вопросы использования растительного покрова как индикатора среды // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 203—213. — *Литвак П. В.* Температурні та гідрологічні умови в різних типах лісу Житомирського Полісся // Досвід створення високопродуктивних лісонасаджень в залежності від гідрологічних умов. Житомир: Облвидав, 1962. С. 5—66. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Молчанов А. А.* Лес и климат. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 280 с. — *Протопопов В. В.* Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 328 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н. и др.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Раунер Ю. Л., Ананьева Л. М., Руднев Н. И.* Радиационный и тепловой баланс основных естественных ландшафтов лесостепи // Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967. С. 25—39. — *Ремезов Н. П., Погребняк П. С.* Лесное почвоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 324 с. — *Терентьев П. В., Ростова Н. С.* Практикум по биометрии. Л.: Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1977. 152 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — *Цаценкин И. А.* Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1970. 250 с. — *Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с. — *Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas // Scripta geobot. 1979. Vol. 9. S. 1—122. — *Frank D., Klotz S.* Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle: Martin-Luther-Universität, 1988. 103 s. — *Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des Geobot. Inst. der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich. 1977. Hf 64. S. 1—208. — *Lützke R.* Vergleichende Energieumsatzmessungen im Walde und auf einer Wiese // Arch. Forstwesen. 1966. Bd 15, Hf 9. S. 995—1015. — *Lützke R.* Wasserverbrauch und Energieumsatz eines Kiefernbestandes und einer Wiese // Arch. Forstwesen. 1969. Bd 18, Hf 9—10. S. 921—927. — *Zarzycki K.* Ekologiczne liczby wskaźnikove roślin naczyniowych Polski. Kraków: PANIB, 1984. 46 s. — *Zolyomy B., Barath Z., Fekete G.* et al. Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR Zahlen // Fragm. Bot. Musei Hist.-Natur. Hungarici. 1966. Vol. 4. fasc. 1—4. P. 101—142.

Институт ботаники АН УССР
Киев

Получено 13 VI 1990

SUMMARY

The calculations of radiation balance, humidity, continentality and freezeness of climate, humidity, moistening variability, trophic level, soil acidity, coenose illumination for the ecotopes of the river Vorskla profile (Dikanka-Kotelva regions of the Poltava district) have been made on the basis of ecological scales of plant species. The change of calculated indices of ecological factors correlates with experimental ones. The gradient analysis revealed the leading factors determining the distribution of communities in landscape; and the degree of correlation between changes of individual ecological factors has been stated. The method proposed in the article allows to evaluate ecological regimes and to diagnose the dependence of vegetation cover changes upon their succession, so it underlines the practical significance of the method.

СООБЩЕНИЯ

УДК 502.75 : 582.865(571.1)
© 1991 г.

Н. П. Лубягина, Н. П. Лаптева

STELLEROPSIS ALTAICA (*THYMELAEACEAE*) — РЕДКИЙ ВИД ФЛОРЫ СИБИРИ. (БИОЛОГИЯ, ИНТРОДУКЦИЯ)

N. P. LUBYAGINA, N. P. LAPTEVA. *STELLEROPSIS ALTAICA (THYMELAEACEAE)*, A RARE SPECIES OF THE SIBERIAN FLORA (BIOLOGY AND PLANT INTRODUCTION)

Приводятся результаты изучения редкого эндемичного вида стеллеропсиса алтайского. Описаны морфология семян и проростков, начальные этапы онтогенеза. Впервые выявлена возможность интродукции этого вида, даны рекомендации.

Стеллеропсис алтайский *Stelleropsis altaica* (Thieb.) Pobed. — многолетнее растение с толстым стержневым, многоглавым, деревянистым корнем, покрытым бурой корой. Стебли многочисленные, неветвистые, поникающие, густо олиственные, с колосовидными соцветиями на верхушке. Современное распространение этого вида — горы Средней Азии и Алтая.

В условиях Горного Алтая этот вид встречается в степных и луговых сообществах в роли доминанта, содоминанта и сопутствующего вида на южных и юго-восточных склонах. Сообщества с доминированием стеллеропсиса алтайского занимают небольшие площади, изолированные друг от друга и сокращающиеся при увеличении антропогенной нагрузки. Е. Г. Победимова (1949) при описании рода указывает на распространение стеллеропсиса алтайского в Сибири лишь в Северо-Западном и Центральном Алтае. В более поздних работах (Ершова, Ханминчун, 1985) указаны эти же районы.

При изучении видов алтайской флоры, нуждающихся в охране, нами были выявлены новые местонахождения стеллеропсиса алтайского в Юго-Восточном Алтае. Здесь он растет на хр. Чихачева по кромке лиственничного леса на выходах материнских пород отдельными экземплярами или небольшими группами. Лиственничные леса приурочены к склонам северных и юго-восточных экспозиций с крутизной 5—20° и абсолютными отметками 2000—2100 м над ур. м. Сомкнутость крон 0.1—0.2, высота деревьев 22—27 м. В верхней и нижней частях склона лиственницы более крупные. Травянистый ярус хорошо развит, состоит в основном из ксерофитов. Средняя высота травостоя 22—30 см, проективное покрытие 75—80 %. Здесь обычны: *Carex pediformis* (cop), *Bupleurum multinerve* (sp), *Dianthus versicolor* (sp), *Trifolium lupinaster* (sp), *Geranium pseudosibiricum* (sp) и др. Всего 43 вида сосудистых растений.

Стеллеропсис алтайский — среднеазиатско-алтайский эндемик, занесен в Красную книгу РСФСР (1988) как нуждающийся в местной охране. В системе природоохранных мероприятий большое распространение получили интродукционные методы охраны редких и исчезающих видов растений, что способствует возникновению культигенных ареалов редких видов (Головкин, 1988). Попытка интродукции этого вида в Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР не увенчалась успехом (Победимова, 1949). Тем более представляла интерес интродукция этого вида в лесостепную зону Сибири (Центральный сибирский ботанический сад), что также удалось не сразу. Не прижились в искусственном ценозе паркового лиственничного леса растения, взятые в июне 1982 г. северо-западнее с. Яконур Усть-Канского р-на на южном склоне Бащелакского хребта в сообществе с доминированием стеллеропсиса алтайского. Подробно характеристика этого сообщества дана в публикации Э. А. Ершовой, В. М. Ханминчуна (1985).

Материал и методика

В августе 1983 г. в окр. с. Кайсын Усть-Канского р-на на склоне южной экспозиции предгорий Коргонского хребта были взяты растения и собраны семена стеллеропсиса алтайского, выступающего в роли содоминанта в разнотравно-ковыльной луговой степи. Крутизна склона 10—12°, почва — горный чернозем, щебнистая, маломощная. Средняя высота травостоя 20—25 см. В нижней части склона травостой заметно выше. Генеративные побеги некоторых видов — *Stipa pennata, Poa nemoralis* — достигают 50—60 см, а *Peucedanum morisonii, Filipendula vulgaris, Stipa capillata, S. sibirica* — 60—75 см выс. Здесь обычны: *Dianthus versicolor* (sol), *Aster altaicus* (sol), *Onobrychis tanaitica* (sol), *Carex pediformis,* (cop), *Achyrophorus maculatus* (sol), *Onosma arenaria* (sol—sp), *Centaurea sibirica* (sol), *Galium verum* (sp), *Spiraea trilöbata* (sp.), *Dracocephalum peregrinum* (sol), *Gentiana decumbens* (sol), *Peucedanum baicalense* (sol) и др. Всего в сообществе зафиксировано 52 вида сосудистых растений.

Живые растения в количестве 10 экз. были выкопаны в нижней части склона, где слой почвы более мощный. Подбирали виргинильные особи, так как у них корневая система еще не очень глубоко проникает в почву и меньше травмируется при выкопке, кроме того, молодые растения лучше адаптируются при переносе в новые условия. Растения высадили в искусственный ценоз паркового лиственничного леса в Центральном сибирском ботаническом саду (Лубягина, 1977, 1989). Собранные в природе в вышеуказанном сообществе семена посеяли в грунт, а часть заложили на проращивание в лабораторных условиях для выявления температурных режимов прорастания. Проращивали семена в чашках Петри на прокаленном песке при температуре 18—20 °C на свету и в темноте, а также в холодильнике при температуре 0—4 °C при постоянном увлажнении.

При изучении морфологии семян измеряли (25 шт.) длину и ширину семени, эндосперма, зародыша и его частей. Этапы онтогенеза наблюдали на разновозрастных особях с измерением всех частей растений и последующей гербаризацией. В работе использованы общепринятые методики (Работнов, 1950; Серебряков, 1952, 1964; Вайнагий, 1974; Заугольнова, 1982; Голубев, 1984). Критерием успешности интродукции считали вступление растений в фазу цветения и плодоношения, а в дальнейшем и способность к самовозобновлению и расселению в искусственном ценозе.

Результаты и их обсуждение

Пересаженные с корнями растения зацвели на 4-й год после посадки, но соцветия были мелкими и семена не завязались. В последующие 2 года отмечено увеличение размера соцветий, завязывание небольшого количества семян. Растения находятся в хорошем состоянии. Семя 4 мм шир., 6 мм дл. буроватое с шероховатой поверхностью, зародыш имеет размеры 2.1 на 0.3 мм, полностью дифференцирован на гипокотиль и семядоли и составляет 90—95 % длины эндосперма. Эндосперм плотный, белый, тонким слоем прилегающий к внутренней части семенной кожуры. Реальная семенная продуктивность 29—35 шт. семян на один побег. В лабораторных условиях семена начали прорастать через 85 дн. Опыт продолжался в течение 12 мес. За этот период

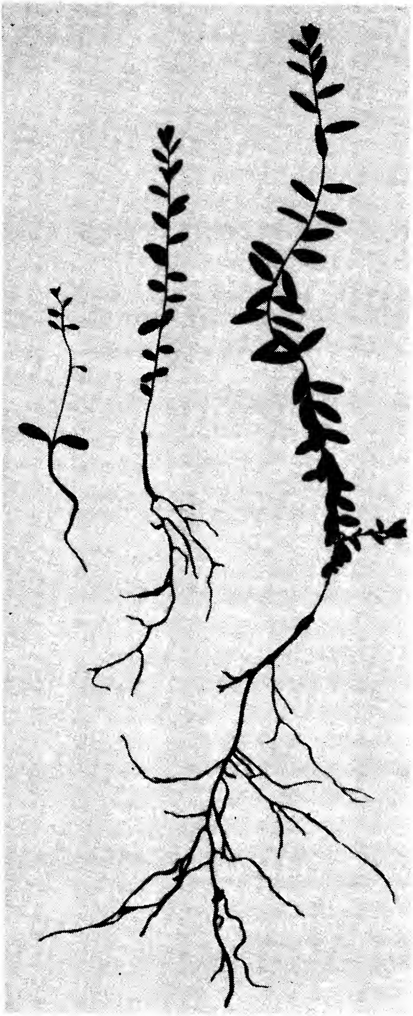


Рис. 1. Развитие виргинильных растений *Stelleropsis altaica* в течение I-го мес.

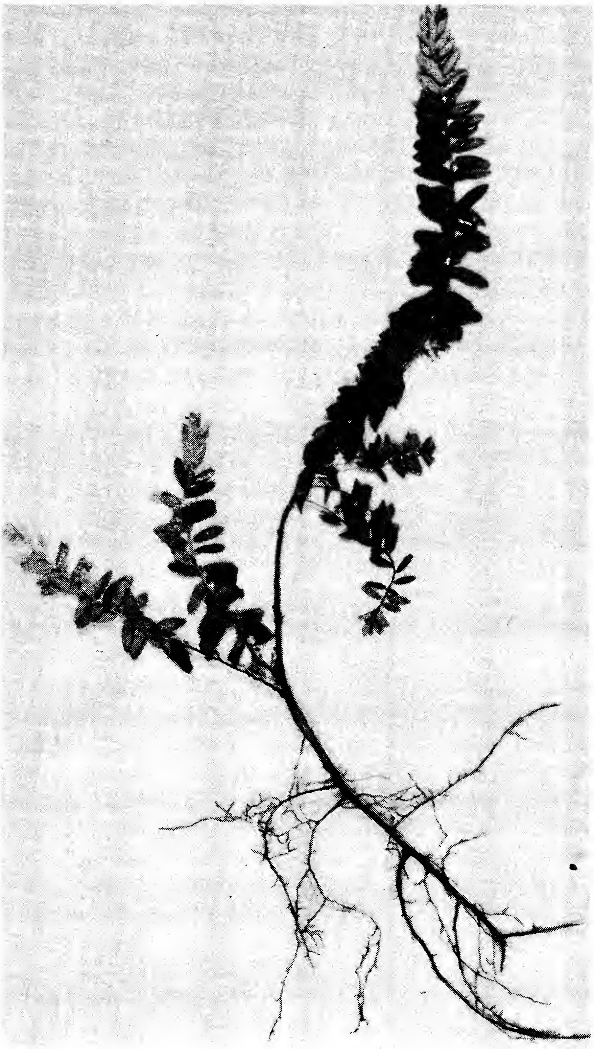


Рис. 2. Сформированность растения к концу I-го года жизни.

в варианте с пониженной положительной температурой проросло 66 % семян. В варианте с температурой +18—20 °C проросло 54 %, а при переменной температуре только 37 % семян. Проросшие в зимний период семена высаживали в пикировочные ящики в теплицу. Выросшие из них растения весной перенесли в открытый грунт в экспозицию.

Свежесобранные семена, посеянные в грунт 12 VIII 1983, взошли 22—29 V 1984. Полевая всхожесть 87—89 %. Прорастание надземное. Гипокотиль 6—7 мм дл. выносит на поверхность мелкие, 5—6 мм дл. и 2—4 мм шир., сизо-зеленые семядоли. Ко времени появления первого настоящего листочка семядоли несколько увеличиваются в размере и сохраняются в течение первого месяца жизни всходов. Корешок проростков до 2 см дл., эпикотиль не выражен. Первые настоящие листочки 10—12 мм дл. и 3—4 мм шир. появляются на 4—6-й день. Затем нарастание побега идет довольно интенсивно, к началу июля он достигает высоты 14—17 см и несет до 40 листьев (рис. 1).

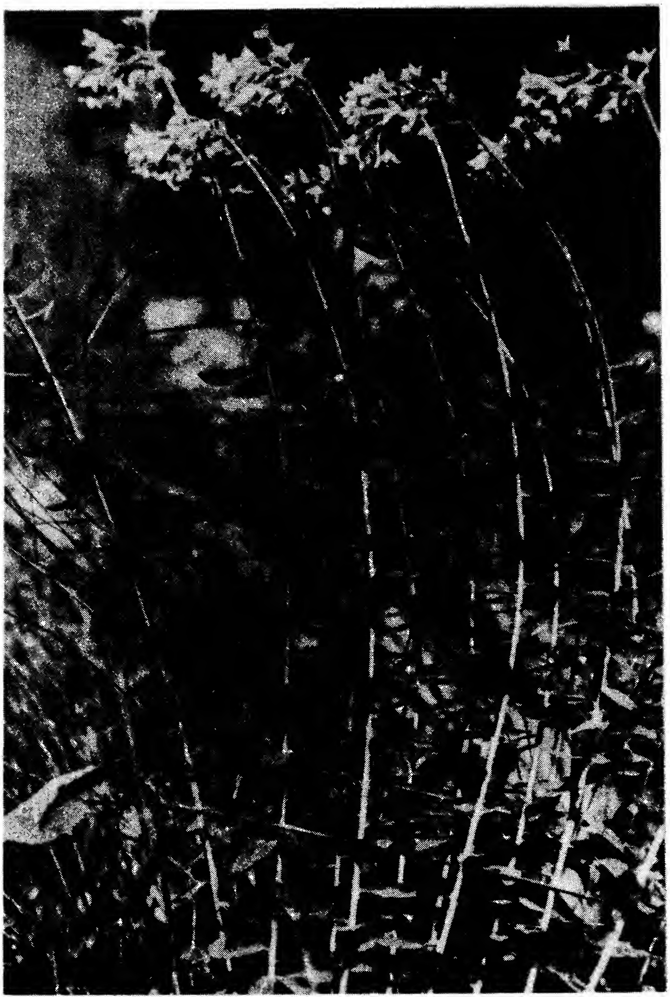


Рис. 3. Цветение растений в искусственном ценозе (6-й год жизни).

К концу вегетационного сезона первого года жизни побеги вырастают до 20—25 см выс. и одревесневают у основания. Листья увеличиваются в размере до 20—25 мм дл. и 5—10 мм шир. Первичный корешок, разрастаясь, образует стержневой корень, достигающий к этому времени 15—20 см дл., с боковыми корешками 2-го и 3-го порядков (рис. 2).

Число сезонных побегов ежегодно увеличивается и после их отмирания остается нижняя одревесневшая часть, которая сохраняется несколько лет. По мере роста стержневого корня и появления корней 2-го и 3-го порядков корневая шейка заглубляется в почву и вместе с одревесневшей частью сезонных побегов образует каудекс. Монокарпические побеги развиваются из почек возобновления на каудексе. Увеличение размера каудекса связано с ежегодным увеличением числа монокарпических побегов, обусловливающих многоглавость.

На 4-й год жизни зацвели все растения, выращенные из рассады, и небольшое число особей, выросших из семян. И только на 5-й год жизни (1988) зацвели все растения (рис. 3) посева 1983 г. К этому времени у отдельных особей сформировалось от 8 до 18 побегов различной длины (9—48 см), так как для этого вида свойственно формирование удлиненных и укороченных побегов. Цветки на коротких цветоножках собраны в плотные соцветия, удлиняющиеся до 4—6 см по мере отцветания первых цветков. Цветки мелкие, 12—15 мм дл., 8—11 мм диам. Не раскрывшиеся бутоны с наружной стороны имеют пурпурную окраску. Внутренняя сторона раскрывшегося цветка бледно-розовая. Трубка и наружная сторона остаются пурпурными, что придает растению очень декоративный вид. Цветение окропетальное и начинается в конце первой—начале второй декады июня. Продолжается до 17—23 июля. Созревание семян растянутое. Первые семена созревают и осыпаются еще в период цветения последних цветков, что значительно усложняет работу по определению семенной продуктивности. Изменение окраски листьев начинается в первой декаде сентября, а до этого времени растения остаются зелеными и не теряют декоративности. В конце сентября побеги отмирают, но остается самая нижняя их одревесневшая часть.

К концу вегетационного периода на базальной части сезонных побегов появляются почки возобновления побега будущего года в виде небольших выростов, образующихся за счет разрастания меристемы. И только весной с наступлением тепла начинается их дифференциация, рост уже заложенных метамеров побега и формирование новых, вначале в нижней части вегетативных, а затем и репродуктивных.

Выводы

Монокарпические побеги стеллеропсиса алтайского развиваются моноциклически. Одревесневшие части их являются структурообразующими элементами каудекса и обусловливают его многоглавость. Каудекс по своей морфологической природе в верхней части является стеблевым образованием, переходящим в стержневой корень. Увеличение его размера связано с ежегодной сменой монокарпических побегов и разрастанием основания корня.

Стеллеропсис алтайский можно отнести к длинностержневым многоглавым базисимподиальным травянистым поликарпикам с моноциклическими побегами. Размножается только семенами.

При интродукции выявлена хорошая полевая всхожесть семян, высокие декоративные качества растений, возможность выращивания рассадой в зимний период. Все это позволяет рекомендовать стеллеропсис алтайский для широкого применения в озеленении, особенно при оформлении каменистых горок.

Интродукция, обусловливающая возникновение культигенного ареала, дает реальную возможность сохранения вида, естественный ареал которого сокращается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826—831. — *Голубев В. Н.* О геоботанических и биоэкологических методах исследования редких и исчезающих растительных сообществ // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 54. С. 9—12. — *Головкин Б. Н.* Культигенный ареал растений. М.: Наука, 1988. 178 с. — *Ершова Э. А., Ханминчун В. М.* Фитоценозы с *Stelleropsis altaica* (*Thymelaeaceae*) в Горном Алтае, нуждающиеся в охране // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1266—1268. — *Заугольнова Л. Б.* Методика изучения ценопопуляций редких видов растений с целью оценки их состояния // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М.: Наука, 1982. С. 74—76. — *Красная* книга РСФСР (растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 592 с. — *Лубягина Н. П.* Экспозиция паркового лиственничного леса в Центральном сибирском ботаническом саду // Растительные ресурсы Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 218—222. — *Лубягина Н. П.* Создание искусственных растительных сообществ // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 152. С. 3—8. — *Победимова Е. Г.* Семейство *Thymelaeaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 15. С. 503—504. —

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с. — *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146—205.

Центральный сибирский ботанический сад
Новосибирск

Получено 21 V 1990

УДК 582.734

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

В. В. Пономаренко

О МАЛОИЗВЕСТНОМ ВИДЕ *MALUS ASIATICA* (*ROSACEAE*)

V. V. PONOMARENKO. ON A LITTLE-KNOWN SPECIES *MALUS ASIATICA* (*ROSACEAE*)

Приводятся новые данные о яблоне азиатской. Нами выяснено, что *Malus asiatica* — культигенный вид, объединяющий большое количество форм яблони, выращиваемых в Корее, Японии и Китае. Плоды 3—5 см диам., желтые, красные, сладко-кисловатые, летнего созревания, с короткой плодоножкой, не превышающей диаметр плода. Вид возник в Китае в результате скрещивания *M. prunifolia* и *M. sieversii.*

Среди видов рода *Malus* Mill. малоизученной остается яблоня азиатская или, как ее иногда называют, яблоня корейская *M. asiatica* Nakai. Корейское название — Нынгым-наму, китайское — Хау-хун, японское — Ва-ринго. Она очень редко встречается в коллекциях арборетумов и ботанических садов Европы и Америки. При обработке рода *Malus* в гербариях страны мы не встречали образцы *M. asiatica.* Некоторые авторы (Seeliger, 1934; Васильченко, 1963) считают ее дикорастущим видом, обитающим в Восточной Азии, другие (Скибинская, 1966) — культурной гибридной яблоней, а некоторые ботаники в обзорах рода *Malus* вообще ее не упоминают (Лихонос, 1974).

Экспедиция в Корейскую Народно-Демократическую Республику в 1987 г. и командировка в Китайскую Народную Республику в 1990 г. позволили нам собрать материалы по этому виду. Были просмотрены гербарные образцы *M. asiatica* в Пекинском и Пхеньянском ботанических садах, изучены живые коллекции яблонь в научных учреждениях этих стран.

Впервые *M. asiatica* была описана японским ботаником T. Nakai в 1916 г. по материалам из Кореи. В диагнозе сказано, что это «маленькое дерево, кора взрослых ветвей пурпурно-бурая, годичные побеги — пурпурно-зеленые и войлочно опушенные. Листья с волосистыми, сверху желобчатыми, черешками 1—4 см дл., эллиптические, продолговато-обратнояйцевидные или яйцевидные, мелкопильчатые, с длинным остроконечием, в основании ширококлиновидные или иногда почти округлые, в более молодом состоянии сверху коротко опушенные, снизу клочковато-мелковойлочные, во взрослом состоянии снизу только с коротким опушением.

Цветки в зонтиках на верхушках коротких побегов. Цветоножка 1.8—2.8 см дл., войлочноопушенная, прямостоячая. Чашечка 4 мм дл., колокольчато-кубаревидной формы, войлочная с отогнутыми широколанцетными волосистыми долями.

Лепестки светло-розовые, длиной 1.3—1.6 см, эллиптические или удлиненно-обратнояйцевидные, у основания резко суженные. Тычинки многочисленные, длиной 5—10 мм. Пыльники яйцевидные, длиной 1.5 мм. Столбиков 5, у основания сросшиеся и опушенные, слегка превосходящие по величине тычинки.

Плоды повисающие, диам. 4—5.5 см, желтоватые или алые с темным оттенком или полностью алые, с сизоватым оттенком, увенчанные на верхушке ниспадаю-

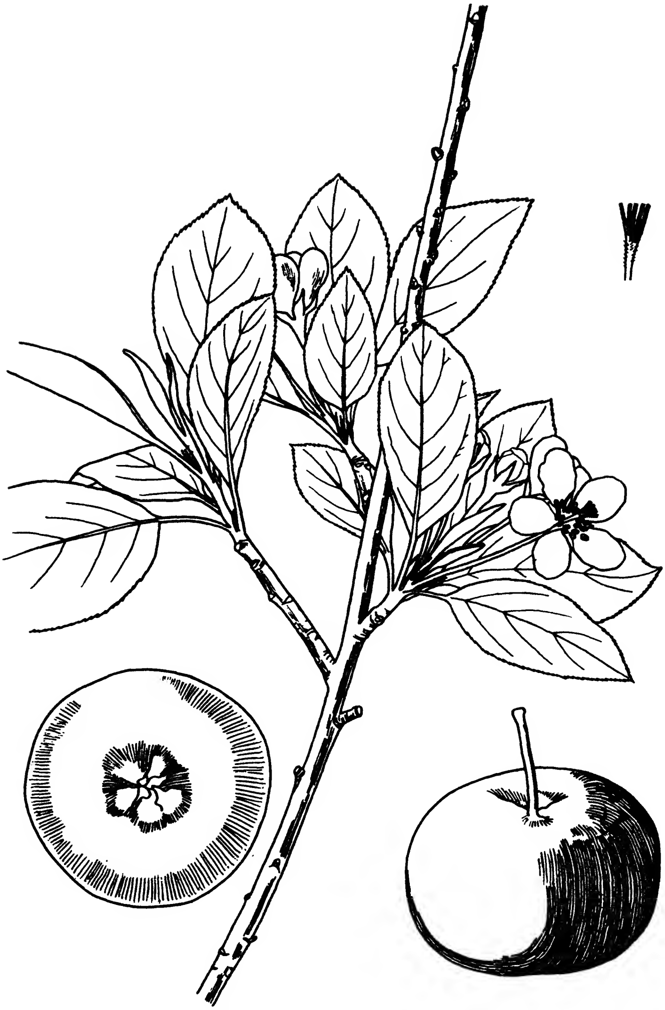


Рис. 1. *Malus asiatica*, описанная в 1912 г. T. Nakai с образца яблони из Кореи.

щими чашелистиками. Доли чашечки при плодах прямостоячие или слегка отогнутые, основание между долями или сами доли заметно вздутые, мясистые. Мякоть плодов сладкая или кисловатая и слегка вяжущая, более или менее сочная. (Nakai, 1916 : 41) (рис. 1).

Nakai пишет, что яблоня азиатская с давних пор выращивается в садах Кореи и, возможно, когда-то была интродуцирована из Китая. Распространена яблоня также в Маньчжурии и в Северном Китае.

В современной «Флоре Кореи» (Kim Chen Sam, 1974) *M. asiatica* значится как растение культурное и в диком виде неизвестное. Яблоня выращивается на территории Северной и Южной Кореи. Деревья достигают от 3—5 до 8—10 м высоты. Плоды округлой формы, 3.5—5 см диам., желтые с красной покровной окраской, кисло-сладкого вкуса, с сочной мякотью. Плодоножка равна или меньше размера плода. Цветет яблоня в апреле—мае, плоды созревают в июле и быстро портятся. В начале августа мы плодов на деревьях уже не застали. Яблоня азиатская хорошо растет в континентальных районах Кореи и проявляет высокую устойчивость к низким температурам. Население использует плоды в свежем виде, а также в качестве сырья в пищевой промышленности. Размножают яблоню прививками.

Специалисты рассказали мне, что *M. asiatica* раньше имела широкое распространение в крестьянских садах, но в настоящее время вытеснена зарубежными, в основном американскими сортами, и практического значения в современном садоводстве не имеет. На мой вопрос, почему в садах нет местной яблони, крестьянин из Анбенского госхоза, расположенного недалеко от города Вонсан, ответил, что она не может конкурировать с современными сортами, обладающими крупными плодами, высокими вкусовыми качествами, с длительной лежкостью плодов и высокой урожайностью.

Изучение *M. asiatica* в Японии проводил Y. Asami (1927). Он отмечает, что встречаются 2 группы яблонь этого вида: одна — под названием Wa-ringo, а другая — Rinki. Asami получил образец *M. asiatica* из пригорода Сеула, и при сличении ему удалось установить, что корейская яблоня идентична японской Wa-ringo.

Японская *M. asiatica* имеет плоды вдавленно-шаровидной формы, расширяющиеся к верхушке, слабо ребристые, слегка выравненные, 3.0—3.5(4.5) см выс. и 3.5—4.0(5) см шир., с белой плотной и сочной мякотью, при созревании становящейся мучнистой и рассыпчатой, сладковато-кисловато-вяжущего вкуса, с сильным ароматом, одиночные или собранные в пучок.

Asami описал у *M. asiatica* несколько форм (f. *yamamoto*, f. *rubra*, f. *lutea*, отличающиеся друг от друга размерами, окраской, сроками созревания плодов) и одну разновидность var. *rinki* Asami с более слабым опушением листьев, побегов, цветоножек, чашечки, с темно-красными эллипсоидальными плодами и более поздним сроком созревания, чем у типичной *M. asiatica*.

Asami считает, что яблоня азиатская была ввезена в Японию около 1 тыс. лет назад и, возможно, она китайского происхождения. Она широко культивировалась населением до второй половины XIX в., когда начали завозить европейские и американские сорта яблонь, полностью вытеснившие ее из садов. Лишь в некоторых районах Японии еще сохранились редкие экземпляры яблони азиатской. В настоящее время *M. asiatica* в списках видов рода *Malus* Японии не значится (Ohwi, 1966).

Теперь обратимся к Китаю. В литературе часто упоминается *M. asiatica* для северных и северо-западных провинций Китая. В сводке Yu Te-Tsun, Yen chen-lung (1956) приводится список гербарных образцов этой яблони, собранных в 9 провинциях (Хэбэй, Хэнань, Шаньси, Шаньдун, Шэньси, Ганьсу, Сычуань, Юньнань и Гуйчжоу). Яблоня растет в населенных пунктах на равнинах и склонах гор на высоте от 130 до 1550 м над ур. м., чаще встречаясь на лессовидных почвах.

Китайская *M. asiatica* представляет собой невысокое дерево, с опушенными молодыми побегами и листьями. Цветки около 3—4 см диам., цветоножка до 2 см дл. Плоды шаровидной или яйцевидной формы 4—5 см диам., желтые или красные. Вид объединяет большое количество разновидностей, различающихся по окраске, вкусу, срокам созревания плодов.

На территории Китая яблоня имеет много местных названий: бинцза — «кисло-сладкое яблоко», шаго — «песчаный плод», цюго — «осеннее яблоко», сяго — «летнее яблоко», миго — «медовый плод», банся — «половина лета», цзыцинь — «фиолетовое яблоко», хунцинь — «красное яблоко» и др., что говорит о ее древнем происхождении.

Население использует плоды в свежем виде, для приготовления соков и сухофруктов. Размножают яблоню в питомниках.

Замена местных форм яблони в Китае началась с 1870 г., когда американский садовод J. S. Nevius завез партию сортов яблок из США. Сейчас доля местных сортов в промышленных посадках яблони незначительна.

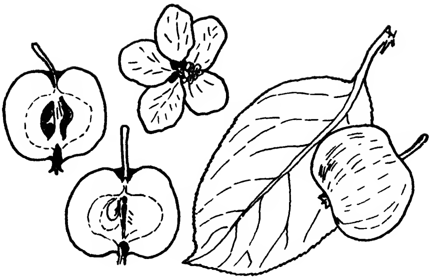


Рис. 2. Лист, цветок и плод *M. dulcissima.*

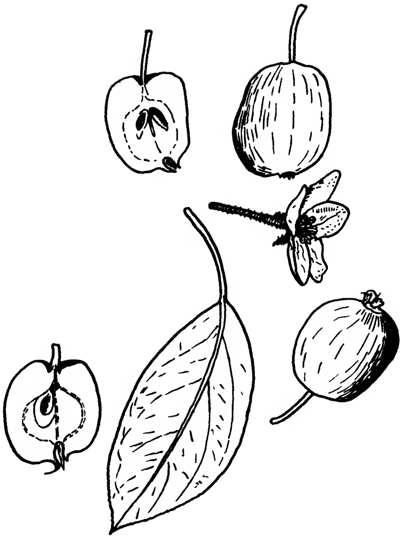


Рис. 3. Лист, цветок и плод *M. dulcissima* var. *rinki.*

Японские яблони Wa-ringo и Rinki, принятые G. Koidzumi (1934) в качестве разновидностей яблони низкой *M. pumila* var. *dasyphylla* Koidz. и *M. pumila* var. *rinki* Koidz., были им пересмотрены в этой же работе (Koidzumi, 1934). Он выделил Wa-ringo в самостоятельный вид под названием *M. dulcissima* Koidz. (рис. 2), а Rinki — как разновидность *M. dulcissima* var. *rinki* Koidz. (рис. 3). Корейскую яблоню *M. asiatica* Nakai он определил как *M. pumila* var. *asiatica* Koidz.

Основанием для выделения *M. dulcissima* в самостоятельный вид послужили узкие листья как у *M. spectabilis* (Ait.) Borkh., но с более крупнозубчатым краем, плодами 2.0—3.0 см диам. от плоско-округлой до продолговатой формы и отсутствием чашечного углубления с прямо прикрепленными чашелистиками. Koidzumi полагал, что *M. dulcissima* дико произрастает в провинции Хубэй (Китай) по опушкам и берегам рек горных лесов на высоте 1300—1600 м над ур. м.

C. K. Schneider (1906) считал *M. asiatica* разновидностью *M. pumilla* var. *subsessilia* C. K. Schneid., а A. Rehder (1949) — разновидностью китайки *M. prunifolia* var. *rinki* Rehd. Как мы видим, систематики относят *M. asiatica* к видам секции *Malus* (*Eumalus* Zabel).

Nakai (1916) сообщает, что *M. asiatica* по морфологии близка к европейской яблоне *M. dasyphylla* Borkh., но от последней хорошо отличается сизоватой кожицей плодов, вздутыми долями чашечки на вершине плода, более сочной мякотью и слабой лежкостью плодов. Asami (1927) считал *M. asiatica* близкородственной европейской *M. pumila* Mill., но отличающейся меньшим опушением побегов, листьев, более правильной зубчатостью листьев, более длинными плодоножками и мелкими плодами, несуженными к верхушке, неглубокой вдавленностью блюдца, но с выступающими мясистыми утолщениями чашелистиков. Близка яблоня азиатская, по мнению Asami, и к *M. prunifolia* Borkh., от которой отличается мелкозубчатыми, в почке свернутыми листьями, более короткими и более опушенными плодоножками, чем у китайки, и более крупными плодами, вдавленными на верхушке.

Восточная Азия по числу видов дикорастущих яблонь занимает одно из первых мест в мире. Эти яблони отличаются мелкими плодами (ок. 1 см диам.), сидящими на длинных и тонких плодоножках, превышающих в несколько раз диаметр плода. Китай явился первым генетическим центром происхождения многих декоративных форм и видов яблонь, как *M. floribunda* Sieb., *M. spectabilis*

(Ait.) Borkh., *M. cerasifera* Spach, *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. и др., в то время как одомашнивание яблони и зарождение ее культуры произошло в горных районах Средней Азии. Родоначальником сортов яблони домашней стал вид *M. sieversii* (Ledeb.) Roem. (Пономаренко, 1982, 1983).

По морфологическим признакам *M. asiatica* представляет собой промежуточный тип между европейскими и восточноазиатскими яблонями, проявляя гибридную природу.

При анализе морфологических признаков *M. asiatica* мы пришли к выводу, что яблоня азиатская имеет некоторые признаки *M. sieversii.*

Только в последнее время китайские ботаники включили в список видов рода *Malus* Китая яблоню Сиверса — *M. sieversii* (Yü Te-tsun, Ku Tsue-chin, 1974).

Будучи распространенной на территории южного Казахстана и республик Средней Азии, *M. sieversii* проникает по горам Джунгарского Алатау и бассейну р. Или в Северо-западный Китай (Синьцзян-Уйгурский автономный р-н) где ее дикорастущие массивы занимают около 12 тыс. га (Драгавцев, 1966).

В этом районе проходил знаменитый шелковый путь, связывающий Азию с Европой. Попав с запада Китая в северные и северо-восточные провинции, *M. sieversii* скрещивалась с восточно-азиатскими видами, дав начало формам яблони, объединенным под названием *M. asiatica.* Путем искусственной гибридизации можно получить разновидности *M. asiatica*, скрестив *M. prunifolia* с *M. sieversii.* В коллекции Всесоюзного института растениеводства имеются гибриды между яблоней Сиверса и яблоней сливолистной, по морфологии напоминающей яблоню азиатскую.

Заключение

Яблоня азиатская *M. asiatica* является культигенным видом, объединяющим большое количество форм, выращиваемых с древнейших времен в Корее, Японии и Китае. По морфологическим признакам *M. asiatica* ближе всего стоит к видам секции *Malus*, обладая шаровидными, небольшого размера желто-красными плодами летнего срока созревания, с хорошо выраженной воронкой и чашечкой, с короткой плодоножкой, не превышающей диаметр плода, и с неопадающими чашелистиками. Плоды кисло-сладкого или сладкого вкуса, долго не хранятся, она является диплоидом.

Вид возник в Китае в результате гибридизации среднеазиатской яблони Сиверса *M. sieversii* с китайкой *M. prunifolia.* Мы рассматриваем яблоню азиатскую в качестве разновидности сборного культигенного вида *M. domestica* Borkh. — ***M. domestica* var. *asiatica* (Nakai) Ponom. comb. nov.** — *M. asiatica* Nakai, 1916. Fl. Sylv. Kor. 6 : 40, t. 14.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Новые для культуры виды яблони. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 153 с. — *Драгавцев А. П.* Плодоводство в Китае. М.: Колос, 1966. 455 с. — *Лихонос Ф. Д.* Обзор видов в роде *Malus* Mill. // Тр. по прикл. ботан., ген. и сел. 1974. Т. 52, вып. 3. С. 16—34. — *Пономаренко В. В.* Происхождение и распространение культуры яблони *Malus domestica* Borkh. // Бюл. ВИР. 1982. Вып. 126. С. 7—12. — *Пономаренко В. В.* История возникновения и эволюции яблони *Malus domestica* Borkh. // Тр. по прикл. ботан., ген. и сел. 1983. Т. 76. С. 10—18. — *Скибинская А. М.* Историческая география рода *Malus* // Бюл. Гл. ботан. сада. 1966. Вып. 61. С. 52—59. — *Asami Y.* The crab-apples and nectarines of Japan. Tokyo, 1927. 55 p. — *Kim Chen Sam. Malus* Mill. // Flora Coreana, Phyongyang, 1974. Vol. 3. P. 211—216. — *Koidzumi G.* Synopsis of the genus *Malus* // Acta phytotax. et geobot. 1934. Vol. 3. N 4. P. 179—196. — *Nakai T. Malus* Mill. // Flora sylvatica Koreana. VI. 1916. P. 34—41. — *Ohwi I. Malus* Mill. // Flora of Japan. Washington. 1966. P. 548—549. — *Rehder A. Malus* Mill. // Manual of cultivated trees and shrubs. N. Y. 1949. P. 389—399. — *Schneider C. K. Malus* Mill. // Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Bd 1. Jena. 1906. P. 714—728. — *Seeliger R.* Beobachtungen an *Malus* Arten. Mitt. Deutsch. Dendrolog. Gesellsch., 46. Berlin. 1934. P. 1—22. — *Yü-Tetsun, Yen Chen-lung.* Study on the chinese species of genus *Malus.* // Acta Phytotax. Sinica. 1956. Vol. 5, N 2. P. 77—110. — *Yü Te-tsun, Ku Tsue-chin. Malus* Mill. // Flora Republicae Popularis Sinicae. Beijing. 1974. Vol. 36. P. 372—402.

Всесоюзный институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова
Ленинград

Получено 6 VIII 1990

УДК 581.562.52(477)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

В. Б. Голуб, Г. А. Лосев

ВОДНАЯ И ВОДНО-БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ И ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ В СИСТЕМЕ КЛАССИФИКАЦИИ БРАУН-БЛАНКЕ

V. B. GOLUB, G. A. LOSEV. THE AQUATIC AND HYDROPHYTIC VEGETATION OF THE VOLGA-AKHTUBA FLOOD PLAIN AND THE VOLGA-DELTA IN THE BRAUN-BLANQUET CLASSIFICATION SYSTEM

Рассмотрены особенности классификации водной и водно-болотной растительности в системе Браун-Бланке. Отмечено, что в процессе разработки синтаксономии этих сообществ за рубежом объем и ранг ряда классификационных единиц претерпели значительное дробление и изменение их содержания, особенно основная единица — ассоциация. С ориентацией на классификации, созданные к 80-м годам в Чехословакии и Польше, разработана синтаксономия водных и водно-болотных сообществ Волго-Ахтубинской поймы и дельты р. Волги. Сделан краткий обзор сообществ классов Charetea, Lemnetea, Ruppietea, Potametea, Phragmitetea, Bolboschoenetea maritimi, установленных в низовьях Волги.

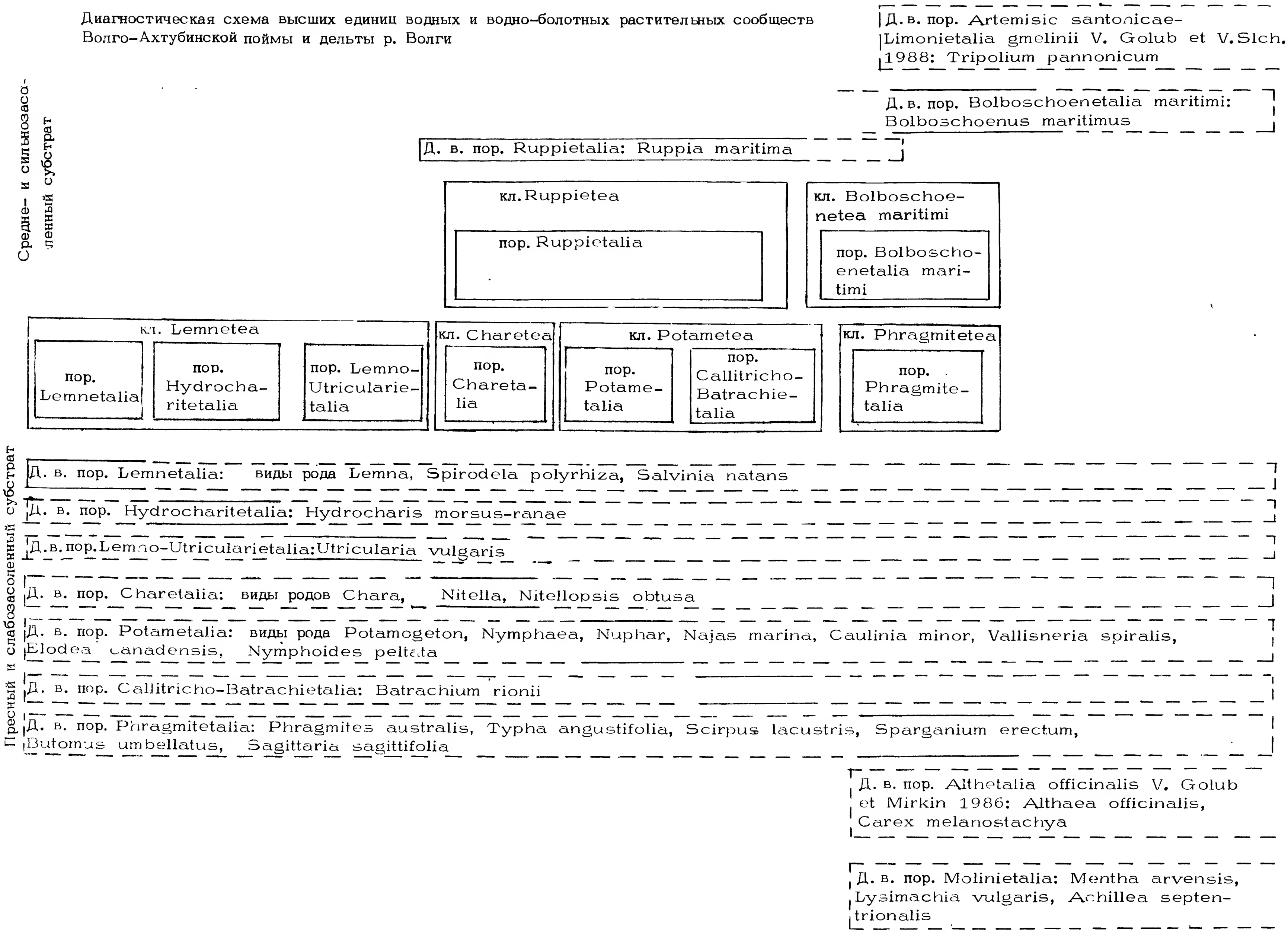
В течение нескольких лет нами обследовалась водная и водно-болотная растительность отрезка долины нижней Волги от плотины Волгоградской ГЭС до Каспийского моря. Собранный материал был использован для разработки классификации растительности на принципах фитосоциологического направления Браун-Бланке. Результаты этих синтаксономических проработок депонированы в ВИНИТИ (Лосев, Голуб, 1987, 1988а—в; Лосев, 1988; Голуб, Лосев, 1990а—в). Цель настоящей статьи — дать краткий обзор установленных единиц классификации. Но перед тем, как к нему перейти, необходимо обратить внимание на особенности классификации водных и водно-болотных сообществ в фитосоциологическом направлении Браун-Бланке.

В историческом развитии всей синтаксономии в системе Браун-Бланке отчетливо прослеживается дробление единиц классификации на более мелкие и повышение их ранга. Этот процесс характерен для сообществ всех типов, но, пожалуй, особенно ярко выражен в классификационных системах водных и водно-болотных сообществ. Приведем два примера. Сообщества руппии и зостеры входили в прошлом в один союз Ruppion maritimae Br.-Bl. 1931, подчиненный порядку Potametalia Koch 1926, классу Potametea R. Tx. et Preising 1942 (Braun-Blanquet, 1931; Tüxen, Preising, 1942). Теперь же этот союз не только поднят до ранга класса, но и разбит на два: Ruppietea J. Tx. 1960 и Zosteretea marinae Pignatti 1953 (Tüxen, 1960). Другой пример: W. Koch (1926) по материалам из северо-восточной Швейцарии в союзе Phragmition communis установил лишь две ассоциации: Glycerio-Sparganietum neglecti и Scirpo-Phragmitetum. Распознавались эти ассоциации по флористическим признакам, без учета обилия видов. Для первой ассоциации было названо 11 диагностических видов, для второй — 7. У ассоциации Scirpo-Phragmitetum это *Sparganium erectum,*[1] *Typha angustifolia, T. latifolia, Caldesia parnassifolia, Acorus calamus,*

---

[1] Латинские названия видов растений даются по С. К. Черепанову (1981).

Диагностическая схема высших единиц водных и водно-болотных растительных сообществ Волго-Ахтубинской поймы и дельты р. Волги



Средне- и сильнозасоленный субстрат

Д. в. пор. Artemisic santonicae-Limonietalia gmelinii V. Golub et V.Slch. 1988: Tripolium pannonicum

Д. в. пор. Bolboschoenetalia maritimi: Bolboschoenus maritimus

Д. в. пор. Ruppietalia: Ruppia maritima

кл. Ruppietea

пор. Ruppietalia

кл. Bolboschoenetea maritimi

пор. Bolboschoenetalia maritimi

кл. Lemnetea

пор. Lemnetalia

пор. Hydrocharitetalia

пор. Lemno-Utricularietalia

кл. Charetea

пор. Charetalia

кл. Potametea

пор. Potametalia

пор. Callitricho-Batrachietalia

кл. Phragmitetea

пор. Phragmitetalia

Пресный и слабозасоленный субстрат

Д. в. пор. Lemnetalia: виды рода Lemna, Spirodela polyrhiza, Salvinia natans

Д. в. пор. Hydrocharitetalia: Hydrocharis morsus-ranae

Д.в. пор. Lemno-Utricularietalia: Utricularia vulgaris

Д. в. пор. Charetalia: виды родов Chara, Nitella, Nitellopsis obtusa

Д. в. пор. Potametalia: виды рода Potamogeton, Nymphaea, Nuphar, Najas marina, Caulinia minor, Vallisneria spiralis, Elodea canadensis, Nymphoides peltata

Д. в. пор. Callitricho-Batrachietalia: Batrachium rionii

Д. в. пор. Phragmitetalia: Phragmites australis, Typha angustifolia, Scirpus lacustris, Sparganium erectum, Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia

Д. в. пор. Althetalia officinalis V. Golub et Mirkin 1986: Althaea officinalis, Carex melanostachya

Д. в. пор. Molinietalia: Mentha arvensis, Lysimachia vulgaris, Achillea septentrionalis

Ranunculus lingua, Scirpus lacustrus. При доминировании в сообществе того или иного вида выделялись фации, названные по преобладающему виду. Необходимость установления такой крупной ассоциации, как Scirpo-Phragmitetum, W. Koch (1926) мотивировал тем, что явно выраженных специфических экологических особенностей местообитаний группировок с доминированием одного из диагностических видов обнаружить ему не удалось, как не удалось выявить и закономерности пространственного размещения таких группировок относительно друг друга. Koch писал, что эти виды часто бывают представлены в одном местообитании в большом и равном обилии. Монодоминирование связано не с особенностями субстрата, а с тем, диаспоры какого вида попали в данный экотоп раньше. Примерно такие же взгляды высказывал ранее E. Warming (Warming, Graebner, 1918, цит. по: Koch, 1926). Однако в настоящее время большинство западноевропейских фитоценологов считают сообщества с доминированием *Sparganium erectum, Typha angustifolia, T. latifolia, Acorus calamus, Scirpus lacustris* самостоятельными ассоциациями: Sparganietum erecti Roll 1938, Typhetum angustifoliae Pignatti 1953, Acoretum calami Eggler 1933, Typhetum latifoliae Soó 1927, Scirpetum lacustris Schmale 1939. Такому же разукрупнению подвергалась и ассоциация Glycerio-Sparganietum neglecti Koch 1926. Можно говорить о том, что разработка синтаксономии водных и водно-болотных сообществ в системе Браун-Бланке сопровождалась не только дроблением синтаксонов, но, в определенной мере, и изменением содержания самого понятия «ассоциация». Эколого-флористические критерии дополнялись физиономическими. Привлечение сведений о доминантах при выделении ассоциаций водных и водно-болотных сообществ имеет как субъективные, так и объективные причины. Ко вторым относятся флористическая бедность и более низкая целостность водных и водно-болотных сообществ в сравнении со многими сухопутными фитоценозами. Частое отсутствие устойчивых комбинаций гидрофитов и гигрофитов делает более простым и удобным расчленение растительных сообществ этих видов на ассоциации по физиономическим признакам.

Сказанное не означает, что теперь все водные и водно-болотные ассоциации зарубежные последователи системы Браун-Бланке выделяют по признакам доминирования видов. Отдельные сообщества, состоящие из более устойчивых комбинаций видов, до сих пор выделяются в качестве ассоциаций с учетом наличия в их составе малообильных видов. Среди таких можно указать Potameto-Zannichellietum palustris Koch 1926, Sagittario-Sparganietum emersi R. Tx. 1953, которые фигурируют в работах 80-х годов (Matuszkiewicz, 1981; Moravec et al., 1983; Klotz, Köck 1984; Černohous, Husák, 1986). Описываются и новые ассоциации, диагностируемые несколькими видами, которые могут и не быть доминантами. Например, Miriophyllo verticilati-Potametum pectinati, Typho angustifoliae-Phragmitetum maximi, установленные в Испании M. Costa с соавторами (1986). Следует также заметить, что некоторые геоботаники не согласились с дроблением отдельных ассоциаций до групп сообществ с доминированием одного вида, а продолжали выделять ассоциации в старом, более широком эколого-флористическом понимании. Так, H.-D. Krausch (1964, 1965), K. Horst с соавторами (1966), K. Michael (1969), S. Fabiszak, K. Kępczyński (1978), D. Ivan с соавторами (1980) при характеристике растительного покрова различных регионов Европы выделяли упомянутую ассоциацию Scirpo-Phragmitetum Koch 1926, в то время как другие геоботаники уже относили сообщества с таким же флористическим составом к более мелким ассоциациям. Таким образом, рассматривая подходы западноевропейских сторонников направления Браун-Бланке к выделению ассоциаций водных и водно-болотных сообществ, мы сталкиваемся с «множественностью синтаксономических решений» в том смысле, который вложил в этот термин Б. М. Миркин (1986).

В своей работе при выделении ассоциаций водных и водно-болотных сообществ мы прежде всего ориентировались на понимание синтаксономических единиц, принятое в двух крупных монографиях, в которых систематизируются растительные сообщества вблизи западных границ СССР: в Польше (Matuszkiewicz, 1981) и в Чехословакии (Moravec et al., 1983).

В сообществах водных и прибрежно-водных растений нередко находятся вместе свободноплавающие, прикрепленные, погруженные и возвышающиеся над водой виды. В одном и том же местообитании обилие растений разных жизненных форм может быть близким. При решении вопроса, к какому классу отнести такое сообщество, диагностическая роль видов разных жизненных форм была для нас неравнозначна. Мы отдавали приоритет более долговечным и менее подвижным видам. В первую очередь это виды класса Phragmitetea и во вторую — Potametea.

Всего в Волго-Ахтубинской пойме и дельте р. Волги среди водных и прибрежно-водных сообществ нами было установлено 6 классов, 9 порядков, 13 союзов, 52 ассоциации и 3 безранговых сообщества, которые вследствие недостаточной изученности не были отнесены к какой-либо ассоциации.

Краткая характеристика синтаксонов

Класс Charetea (Fukarek 1961 n. n) Krausch 1964, порядок Charetalia Sauer 1937, союз Charion fragilis Krausch 1964

Эти синтаксоны объединяют растительные сообщества, образуемые преимущественно харовыми водорослями (*Charophyta*). Такие водоросли встречаются на всей изученной территории, но физиономически хорошо выраженные скопления, которые можно отнести именно к классу Charetea, гораздо чаще наблюдаются в дельте Волги и намного реже — в Волго-Ахтубинской пойме. Число видов в сообществах рассматриваемых класса, порядка и союза колеблется от 1 до 5. Кроме видов, характерных для союза Charion fragilis, в этих сообществах встречаются виды классов Lemnetea и Potametea. В Волго-Ахтубинской пойме и дельте р. Волги было выделено 6 групп сообществ класса Charetea, 5 из которых трактуются в ранге ассоциаций: Charetum tomentosae (Sauer 1937) Corillion 1957, Charetum aculeolatae Corillion 1957, Charetum conniventis Losev 1988, Nitellopsidetum obtusa (Sauer 1937) Dambska 1961, Nitelletum hyalinae Losev 1988. Сообщество Lychnothamnus barbatus из-за недостаточности материала для его характеристики рассматривается как безранговая единица.

Класс Lemnetea R. Tx. 1955

Класс включает сообщества свободноплавающих на поверхности и в толще воды видов. В ассоциациях класса Lemnetea насчитывается 1—5 видов. Этот класс включает 3 порядка, в каждом из которых представлены ассоциации одного союза.

Порядок Hydrocharitetalia Rübel 1933, союз Hydrocharition Rübel 1933. Эти синтаксоны объединяют сообщества крупных плавающих видов растений. У нас это — *Hydrocharis morsus-ranae*. В дельте Волги встречаются только сообщества одной ассоциации — Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae Oberd. 1957.

Порядок Lemnetalia minoris R. Tx. 1955, союз Lemnion minoris R. Tx. 1955. Эти синтаксоны включают в свой объем сообщества мелких свободноплавающих на поверхности и в толще воды видов. Диагностическими видами порядка и союза являются виды рода *Lemna*, *Spirodela polyrhiza* и *Salvinia natans*. Нами были описаны сообщества следующих ассоциаций: Lemnetum minoris Müller et Görs 1960, Lemnetum gibbae Miyaw. et J. Tx. 1960, Lemno-Spirodeletum Koch 1954, Spirodelo-Salvinietum Slavnić 1956, Lemnetum trisulcae Soó 1927.

Порядок Lemno-Utricularietalia Pass. 1978, союз Utricularion vulgaris Pass. 1964. В эти синтаксоны объединяются сообщества свободноплавающих плотоядных видов. Диагностическими видами порядка и союза являются виды рода *Utricularia.* В рассматриваемом регионе представлена лишь одна ассоциация порядка и союза — Lemno-Utricularietum vulgaris Soó (1928) 1938.

Класс Ruppitea J. Tx. 1960, порядок Ruppietalia J. Tx. 1960, союз Ruppion maritime Br.-Bl. 1931

Эти синтаксоны объединяют сообщества прикрепленных растений, погруженных в соленую воду. Их диагностическим видом в Прикаспии является выступающий в роли доминанта *Ruppia maritima.* Нами были описаны сообщества, относящиеся к одной ассоциации класса, порядка и союза — Ruppietum maritimae Béguinot 1941, в которой отмечены 1—3 вида. Сообщества ассоциации занимают мелководные участки озер (15—60 см глубины), где концентрация солей в воде колеблется от 5 до 17 г/л. Сообщества встречаются в западных подстепных ильменях дельты Волги.

Класс Potametea R. Tx. et Preising 1942

Объединяет сообщества высших растений, погруженных в пресную и слабоминерализованную воду. В ассоциациях класса насчитывается 2—8 видов.

Флористический состав ряда ассоциаций класса Potametea в Волго-Ахтубинской пойме и в дельте р. Волги несколько отличается: в Волго-Ахтубинской пойме в сообщества этого класса чаще входит *Sagittaria sagittifolia,* а в дельте — *Vallisneria spiralis.* Есть и некоторые другие особенности в составе ассоциаций класса Potametea в северной и южной частях обследованного участка долины нижней Волги. Небольшие флористические различия ассоциаций в разных регионах подчеркиваются при помощи выделения географических вариантов.

Порядок Potametalia Koch 1926 включает сообщества погруженных в воду растений.

Союз Potamion lucentis Vollmar 1947 объединяет сообщества погруженных в воду растений, в большинстве своем имеющих крупные листья (*Potamogeton gramineus, P. lucens, P. perfoliatus, P. pectinatus, Myriophyllum spicatum, M. verticillatum, Ceratophyllum demersum, Elodea canadensis*). Нами были описаны сообщества, относящиеся к следующим ассоциациям этого союза: Potametum graminei Koch 1926, Potametum lucentis Hueck, 1931, Potametum perfoliati Koch 1926 em. Pass. 1964, Potametum pectinati Carstensen 1955, Myriophylletum spicati Soó 1927, Myriophylletum verticilati Soó 1927, Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis Losev et. V. Golub 1987, Ceratophyletum demersi (Soó 1928) Eggler 1933, Elodeetum canadensis Eggler 1933.

Союз Potamion pusilli Volmar 1947 em. Hejný 1978 объединяет сообщества погруженных в воду видов с мелкими нитевидными или чешуевидными листьями (*Zannichellia palustris, Potamogeton obtusifolius, Najas marina, Caulinia minor*). В долине Нижней Волги встречены 4 ассоциации союза и одно недостаточно изученное сообщество, которое не было отнесено к какой-либо ассоциации: Potametum obtusifolii (Sauer 1937) Carstensen 1955, Najadetum marinae (Oberd 1957) Fucarek 1961, Najadetum minoris Ubrižsy 1948, Zannichellietum palustris Lang. 1967, сообщество Potamogeton pusillus.

Союз Nymphaeion albae Oberd. 1957 объединяет сообщества растений с плавающими на поверхности воды листьями. Диагностическими видами союза являются *Nymphaea alba, N. candida, Nymphoides peltata, Nuphar lutea, Polygonum amphibium, Potamogeton natans, Trapa natans.* Нами были описаны сообщества 7 ассоциаций этого союза: Nupharo lutei-Nymphaeetum albae (Nowiński 1930) Tomasz. 1977. Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Müller et Görs 1960. Trapetum natantis Müller et Görs 1960. Myriophyllo-Nupharetum Koch 1926. Potameto natantis-Nymphaeetum candidae Hejný (1948) 1978, Potametum natantis Soó 1927, Polygonetum natantis Soó 1927.

Союз Nelumbion Losev et V. Golub 1987 включает сообщества растений с приподнятыми над поверхностью воды листьями. Союз включает одну ассоциацию, встречающуюся только в приморской части дельты Волги: Nelumbetum nuciferae Tschugunova-Sacharova 1924. Правила «Кодекса фитосоциологической номенклатуры» (Barkman et al., 1986) позволяют считать валидным ее описание, сделанное Н. Л. Чугуновой-Сахаровой (1924). Подробная характеристика этой ассоциации имеется в работе К. В. Доброхотовой (1938). Диагностический вид ассоциации и союза — *Nelumbo nucifera*, доминирующий в сообществе.

Порядок Calitricho-Batrachietalia Pass. 1978, союз Batrachion aquatilis Pass. 1964. Эти синтаксоны объединяют сообщества видов растений, всплывающих на поверхность воды. Диагностическими видами этих синтаксонов в низовьях Волги являются *Batrachium rionii* и *B. eradicatum*. Была описана только одна ассоциация — Batrachietum rionii Hejný et Husák 1978.

Класс Phragmitetea R. Tx. et Preising 1942, порядок Phragmitetalia Koch 1926

Эти синтаксоны объединяют лугово-болотные сообщества гигрофитов пресных и слабоминерализованных водоемов.

Союз Phragmition communis Koch 1926 включает сообщества растений, нижние части побегов которых большую часть вегетационного сезона находятся в воде, а верхние — над водой. Это такие виды, как *Typha angustifolia, Scirpus lacustris, Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus, Sparganium erectum.* В нижнем ярусе, в воде обычны (а часто и обильны) виды союза Lemnion minoris. Представлены также виды союзов Potamion lucentis и Potamion pusilli. В то же время участие видов союза Nymphaeion albae очень незначительно. Объясняется это тем, что освещенность в фитоценозах, где доминируют *Typha angustifolia, Scirpus lacustris, Phragmites australis* и другие крупные гигрофиты, недостаточны для видов с широкими плавающими на воде листьями, характерных для союза Nymphaeion albae. Флористическое богатство ассоциаций союза Phragmition communis немного больше, чем в сообществах союзов, относящихся к классам Lemnetea и Potametea. Число видов в ассоциациях союза Phragmition communis обычно колеблется от 3 до 9.

В Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги были описаны сообщества 11 ассоциаций союза: Scirpetum lacustris Schmale 1939, Typhetum angustifoliae Pignatti 1953, Typhetum latifoliae Soó 1927, Phragmitetum communis (Gams 1927) Schmale 1939, Sparganietum erecti Roll 1838, Butometum umbellati (Konczak 1968) Philippi 1973, Butomo-Sagittarietum sagittifoliae Losev 1988 in Losev et V. Golub 1988, Spirodelo-Scirpetum triquetri Losev et V. Golub 1988, Acoretum calami Eggler 1933, Butomo-Eleocharitetum palustris V. Golub et Losev 1990, Lemno minoris-Agrostietum stoloniferae Losev 1987 in Losev et V. Golub 1987.

Союз Magnocaricion elatae Koch 1926 объединяет сообщества прибрежных видов, которые, как правило, значительную часть вегетационного сезона находятся на суше. Их экотопы хорошо увлажнены за счет близкого залегания грунтовых вод. К диагностическим видам союза в долине Нижней Волги можно отнести: *Phalaroides arundinacea, Polygonum hydropiper, Lythrum salicaria, Scutellaria dubia, Ranunculus lingua.*

Общей диагностической особенностью союза *Magnocaricion elatae* является наличие в составе его сообществ видов порядка Molinietalia. В долине Нижней

Волги это *Lysimachia vulgaris, Mentha arvensis, Achillea septentrionalis, Euphorbia palustris, Gratiola officinalis, Thalictrum flavum.* В низовьях Волги, кроме видов порядка Molinietalia, в сообщества союза Magnocaricion elatae входят еще и виды порядка Althaetalia officinalis V. Golub et Mirkin 1986: *Althaea officinalis, Carex melanostachya.*

Флористическое богатство сообществ союза Magnocaricion elatae выше, чем в союзе Phragmition communis. Число видов, входящих в фитоценозы союза Magnocaricion elatae, колеблется от 4 до 22. В рассматриваемом регионе в рамках этого союза были описаны сообщества 5 ассоциаций: Sparganio erecti-Typhetum angustifoliae V. Golub et Losev 1990, Phalaroido-Scirpetum V. Golub et Mirkin 1986, Calystegio-Phragmitetum V. Golub et Mirkin 1986, Caricetum gracilis (Almquist 1929) R. Tx. 1937, а также сообщество Marsilea quadrifolia, рассматриваемое как безранговая единица.

Среди названных ассоциаций следует обратить внимание на Sparganio erecti-Typhetum angustifoliae и Calystegio-Phragmitetum. В сообществах этих ассоциаций в число доминантов входят *Oenanthe aquatica, Phragmites australis* — диагностические виды союза Phragmition communis. Но включены эти ассоциации в союз Magnocaricion elatae. Это же частично относится и к ассоциации Phalaroido-Scirpetum, где нередко доминируют *Scirpus lacustris* и *Eleocharis palustris* — виды, тоже являющиеся диагностическими для союза Phragmition communis. Эти три ассоциации были отнесены к союзу Magnocaricion elatae потому, что в их составе численно преобладают виды именно этого союза. Кроме того,в их состав входят виды порядков Molinietalia и Althaetalia officinalis, что является дополнительным диагностическим признаком союза Magnocaricion elatae. Обычно в западноевропейских сообществах виды *Phragmites australis, Scirpus lacustris, Eleocharis palustris, Oenanthe aquatica* доминируют в «своих» союзах. В более континентальных условиях нашей страны такое несоответствие может объясняться повышением переменности увлажнения. С подобной ситуацией встретилась и Л. Г. Наумова (1986) на Средней Волге. Сообщества с доминированием *Carex acuta*, вместо традиционного положения в классе Phragmitetea, по общему списку диагностических видов пришлось поместить в класс Molinio-Arrhenatheretea.

Класс Bolboschoenetea maritimi Vicherek et R. Tx. ex R. Tx. et Hülb. 1971, порядок Bolboschoenetalia maritimi Hejný in Holub et al. 1967

Класс и порядок объединяют сообщества болотистых местообитаний с повышенной концентрацией солей в воде и почве. Диагностическими видами класса и порядка являются *Bolboschoenus maritimus, Scirpus tabernaemontani.*

Союз Typhion laxmannii Losev et V. Golub 1988. Диагностическими видами союза являются *Typha laxmannii* и *Tripolium pannonicum* (дифференциальный вид). Число видов в сообществах союза от 2 до 11. Кроме представителя класса Bolboschoenetea maritimi (*Bolboschoenus maritimus*), в их число входят виды классов Phragmitetea (*Phragmites australis, Typha angustifolia*), Asteretea tripolium Westhoff et Beeftink 1962 ap. Beegtink 1962 (*Tripolium pannonicum*) и Ruppietea (*Ruppia maritima*).

Союз Typhion laxmannii близок по экологии к союзу Scirpion maritimi Dachl et Hadač 1941, диагностическими видами которого, также как и для порядка и класса, являются *Scirpus tabernaemontani* и *Bolboschoenus maritimus* (Tüxen, Hulbusch, 1971; Голуб, Соломаха, 1988). Но первый вид не отмечен ни в одной из двух ассоциаций союза Typhion laxmannii, а второй — лишь в одной из них с небольшим постоянством. Это обстоятельство и послужило основанием для выделения союза Typhion laxmannii.

Сообщества союза Typhion laxmannii приурочены к засоленным болотистым субстратам в дельте р. Волги. Это чаще всего мелководные участки озер и их берега. Ассоциациями союза являются: Phragmito-Typhetum laxmannii Losev et V. Golub 1988 и Bolboschoenetum popovii Losev et V. Golub 1988.

Всю систему водных и водно-болотных сообществ Волго-Ахтубинской поймы и дельты р. Волги на уровне классов и порядков мы изобразили обобщенно в диагностической схеме (см. рисунок). Имеется две крупные группы сообществ: 1) приуроченные к пресным и слабозасоленным субстратам и 2) приуроченные к средне- и сильнозасоленным субстратам. Первые характеризуются общим содержанием солей: в воде — менее 4 г/л, в поверхностном слое грунта — менее 0.3 %. Вторые соответственно: 4—20 г/л и 0.3—1.0 %. В водоемах с содержанием солей в воде более 20 г/л макрофиты обычно не растут.

Рамки, ограничивающие диагностические виды (Д. в.) водных сообществ с пресным и слабозасоленным субстратом, начерчены нами так, что они полностью перекрываются. Это значит, что виды могут встретиться в различных порядках и классах в любой комбинации. Из схемы видно, что в водно-болотные сообщества внедряются виды сухопутных фитоценозов: в сообщества порядка Bolboschoenetalia maritimi и порядка Phragmitetalia заходят виды порядков Molinietalia и Althaetalia officinalis, а в сообщества порядка Bolboschoenetalia maritimi — виды порядка Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii. Взаимно перекрываются также диагностические блоки видов порядка Phragmitetalia (сообщества пресных и слабозасоленных субстратов) и порядка Bolboschoenetalia maritimi (сообщества средне- и сильнозасоленных субстратов). Рамка, оконтуривающая порядок Bolboschoenetalia maritimi, слева не замкнута, так как мы недостаточно представляем себе экологический диапазон экотопов сообществ этого порядка, которые они занимают по оси засоления.

Как правило, диагностические виды доминируют в «своем» порядке. На схеме это отражено тем, что оконтуривающая их линия становится сплошной напротив прямоугольника с названием соответствующего порядка.

Заканчивая рассмотрение водных и водно-болотных сообществ низовий Волги, следует заметить, что водная среда сглаживает различия в климатических условиях больших территорий, а ареалы водных и прибрежно-водных видов особенно велики. Эти обстоятельства позволяют понять почему большинство установленных на Нижней Волге ассоциаций оказались теми же, что и в Западной Европе. Причем, чем теснее сообщества связаны с водной средой, тем больше сходство фитоценозов низовий Волги с фитоценозами других регионов. Так, в классах, объединяющих в Волго-Ахтубинской пойме и в дельте Волги свободноплавающие и погруженные виды (Lemnetea, Charetea, Ruppietea, Potametea), лишь 4 ассоциации из 35 были описаны как новые. А среди сообществ классов, объединяющих сообщества менее тесно связанных с водой видов-гигрофитов (Phragmitetea, Bolboschoenetea maritimi), из 17 ассоциаций 10 были новыми. С уменьшением связи с водной средой и ростом видового богатства растительных сообществ увеличивается и роль флористических критериев при выделении ассоциаций. Если все ассоциации погруженных и свободноплавающих видов диагностируются на Нижней Волге одним видом-доминантом, то в классах Phragmitetea и Bolboschoenetea maritimi в 5 ассоциациях число диагностических видов было не менее 2. При этом виды не обязательно входили в число доминантов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голуб В. Б., Лосев Г. А. Водная и прибрежно-водная растительность долины Нижней Волги. I. Общая характеристика. Кл. Charetea (Fukarek 1961 n. n.) Krausch., кл. Lemnetea R. Tx. 1955, кл. Ruppietea J. Tx. 1960. М., 1990а. 51 с. Деп. в ВИНИТИ. № 1973—В90. — *Голуб В. Б., Лосев Г. А.* Водная и прибрежно-водная растительность долины нижней

Волги. II. Кл. Potametea R. Tx. et Preising 1942. М., 1990б. 31 с. Деп. в ВИНИТИ. № 1974—В90. — *Голуб В. Б., Лосев Г. А.* Водная и прибрежно-водная растительность долины нижней Волги. III. Кл. Phragmitetea R. Tx. et Preising 1942, Кл. Bolboschoenetea maritimi Vicherek et R. Tx. et Hulb. 1971. М., 1990в. 56 с. Деп. в ВИНИТИ. № 1974—В90. — *Голуб В. Б., Соломаха В. А.* Высшие единицы классификации растительности засоленных почв европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 80—92. — *Доброхотова К. В.* Материалы к изучению *Nelumbo caspica* Fisch. (Schipecz.) в дельте Волги // Тр. Астраханского заповедника. 1938. Вып. 2. С. 289—308. — *Лосев Г. А.* К синтаксономии класса Charetea Fukarek 1961 в дельте Волги. М., 1988. 13 с. Деп. в ВИНИТИ. № 1945—В88. — *Лосев Г. А., Голуб В. Б.* К синтаксономии сообществ водных макрофитов в дельте р. Волги. М., 1987. 55 с. Деп. в ВИНИТИ. № 5425—В87. — *Лосев Г. А., Голуб В. Б.* Водная и прибрежно-водная растительность северной части Волго-Ахтубинской поймы. М., 1988а. 97 с. Деп. в ВИНИТИ. № 7946—В88. — *Лосев Г. А., Голуб В. Б.* Сообщества класса Phragmitetea R. Tx. et Prsg. 1942 в дельте р. Волги. М., 1988б. 23 с. Деп. в ВИНИТИ. № 7948—В88. — *Лосев Г. А., Голуб В. Б.* Дополнение к синтаксономии макрофитных сообществ дельты р. Волги. М., 1988в. 23 с. Деп. в ВИНИТИ. № 7947—В88. — *Миркин Б. М.* Множественность синтаксономических решений: причины и следствия // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47, № 4. С. 494—504. — *Наумова Л. Г.* Флористическая классификация пойменных лугов зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 75—83. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Чугунова-Сахарова Н. Л.* Некоторые результаты исследований лотоса (*Nelumbo nucifera*) в Каспийско-Волжском районе // Русский гидробиол. журн. 1924. Т. 36, № 8—10. С. 173—199. — *Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature. Code der pflazensoziologischen Nomenklatur. Code de nomenklatur phytosociologique // Vegetatio. 1986. Vol. 67, N 3. P. 145—195. — *Braun-Blanquet J.* Aperçu des groupements végétaux du Bas Languedoc // Communication SIGMA. 1931. Vol. 9. P. 35—40. — *Černohous F., Husák Š.* Macrophyte Vegetation of Eastern and North-eastern Bohemia // Folia Geobot. et Rhytotax. 1986. Vol. 21, N 2. P. 113—161. — *Costa M., Boira H., Peris I. B., Stübing G.* La vegetacion acuatica y palustre valensiana // Ecologia Mediterranea. 1986. Vol. 12. f. 1—2. P. 83—100. — *Fabiszak S., Kępszyński K.* Zespoly róslinne z klasy Phragmitetea w dolinie Wisly na odcinku Czarnowo-Swiecie // Acta universitatis Nicolai Kopernici. 1978. Biologia. Vol. 22. Nauki matematyczno-przyrodnicze. Zeszyt 45. S. 67—102. — *Horst K., Krausch H.-D., Müller-Stoll W. R.* Die Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften im Elb-Havel-Winkel // Limnologica. 1966. Bd 4, Hf 1. S. 101—163. — *Ivan D., Spiridon L., Ionescu-Ţeculescu V. et. al.* Aspecte privind unele modificări ale compoziţiei şi structurii asociaţiilor vegetale sub influenţa lucrărilor hidroameliorative din incinta Pardina — Delta Dunării // Hidrobiologia 1980. Vol. 16. P. 157—166. — *Klotz S., Köck U.-V.* Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 3. Teil: Wasserpflanzen-, Flussufer-, und Halophytenvegetation // Feddes Reper. 1984. Vol. 95, N 5—6. S. 381—408. — *Koch W.* Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berüecksichtigung der Verhaeltnisse in der Nordostschweiz // Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlicher Gesellschaft. (1925), 1926. Bd 61, Hf 2. S. 1—144. — *Krauch H.-D.* Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes // Limnologica. 1964. Bd 2, Hf 4. S. 423—480. — *Krausch H.-D.* Vegetationskundliche Beobachtungen im Dónaudelta // Limnologica. 1965. Bd 3, Hf 3. S. 271—313. — *Matuszkiewcz W.* Przewodnik do oznacznia zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa: Państwowe Wydawnytctwo Naukowe, 1981. 298 p. — *Michael K.* (Redaukteur). Geobotanische Exkursion in die Niederlausitz das Odertal, zum Plagefenn, die Chorin und in andere braunburgische Landschaften. Herausgegeben von der Pädagogischen Hochschule Potsdam. 1969. 142 s. — *Moravec J., Balátavá-Tuláčková E., Hadač E.* et al. Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohroženi. Severočeskou přirodou // Litoměřice. Přiloha, 1983. Vol. 1. 130 s. — *Tüxen J.* Zur systematischen Stellung des Ruppion-Verbandes // Mitteil. flor.-soziol. Arbeitsgem, 1960. N. F. 8. Stolzenau / Weser. 180 s. — *Tüxen R., Preising E.* Grundbegriffe und Metoden zum Studium der Wasser- und Sumpfpflazengeselschaften // Deutsche Wasserwirtschaft. 1942. Vol. 37, N 1. S. 10—17; N 2. S. 57—68. — *Tüxen R., Hülbusch K.-H.* Bolboschoenetea maritimi // Fragmenta floristica et geobotanica. 1971. Vol. 17, p. 3. S. 391—401.

Институт экологии Волжского бассейна
АН СССР
Тольятти

Получено 5 VI 1989

УДК 581.55 : 582.623.2(571.651) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

Н. А. Секретарева

ХАРАКТЕРИСТИКА АССОЦИАЦИЙ КУСТАРНИКОВЫХ ИВ ЛУГОВИННО-ТУНДРОВОГО ТИПА (ВОСТОК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

N. A. SEKRETAREVA. THE CHARACTERIZATION OF SHRUBBY WILLOW ASSOCIATIONS OF MEADOW-TUNDRA TYPE (THE EAST OF THE CHUKOTKA PENINSULA)

Дана характеристика 2 ассоциаций кустарниковых ив, имеющих широкое распространение на умеренно-увлажненных участках горных склонов и речных террас, прогреваемых и дренированных слабее, чем местообитания луговых ивняков. По флористическому составу данные ассоциации относятся к группе луговинно-тундровых ивняков, в нижних ярусах которых наряду с луговыми мезофильными травами значительное участие принимают арктоальпийские, гипоарктические и арктобореальные кустарнички; характерен хорошо развитый моховой покров.

Данная статья является продолжением двух предыдущих (Секретарева, 1989, 1990), которые посвящены обзору сообществ кустарниковых ив востока Чукотского п-ова. В районе исследования на умеренно увлажненных местообитаниях, прогреваемых и дренированных слабее, чем таковые луговых ивняков, широко распространены сообщества 2 ассоциаций — Arcto erythrocarpae—Salicetum lanatae-alaxensis и Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis. По флористическому составу мы относим их к группе луговинно-тундровых ивняков, поскольку в нижних ярусах наряду с луговыми мезофильными травами значительное участие принимают арктоальпийские, гипоарктические и арктобореальные кустарнички, что характерно для луговинных тундр и тундровых луговин (Юрцев, 1974). Как и ассоциации луговых ивняков, они характеризуются отсутствием группы видов, характерных для переувлажненных почв, и присутствием диагностической группы *Solidago compacta*, включающей виды, предпочитающие умеренно увлажненные местообитания (Секретарева, 1989). Однако значительную роль здесь уже играют виды группы *Festuca altaica*, указывающей на почвы более холодные в летний период, чем почвы луговых ивняков. В зависимости от трофности и кислотности почв между собой луговинно-тундровые ивняки различаются диагностическими группами *Saxifraga hirculus* и *Empetrum subholarcticum* (Секретарева, 1989).

Сообщества данных ассоциаций в целом приурочены к достаточно благоприятным местообитаниям для произрастания кустарниковых ив. Очень обычны они на речных и нагорных террасах, по конусам выноса горных ручьев, на умеренно увлажненных и умеренно прогреваемых участках горных склонов, в зимнее время менее заснеженных, а в весенне-летнее — менее дренируемых талыми водами, чем под собственно луговыми ивняками. Отмечаются эти сообщества и в верхних частях склонов сопок, где гидротермический режим почв наименее благоприятен для кустарниковых ив.

Верхний кустарниковый ярус сообществ в среднем высотой 1.2—2.0 м имеет обычно среднюю сомкнутость (55—75 %), реже встречаются и высокосомкнутые сообщества (80—90 %). В крайних условиях произрастания ивы образуют малосомкнутые (40—50 %) и невысокие (0.5—1.0 м) сообщества. Для луговинно-тундровых ивняков очень характерно мозаичное сочетание отдельных куртин ив с прогалинами-полянами, где эдификаторная роль кустарников снижается, что ведет к относительной самостоятельности нижних ярусов, в которых существенную роль все больше начинают играть тундровые виды.

В нижнем ярусе, помимо трав, среди которых доминирует чаще разнотравье (реже содоминируют осоки и злаки), существенную роль играют кустарнички, нередко господствующие в растительном покрове (покрытие 45—90 %). Моховой покров представлен достаточно хорошо и обычно имеет значительную мощность. Среди мхов преобладают тундровые виды.

Ассоциация Arcto erythrocarpae—Salicetum lanatae-alaxensis ass. nov.

(таблица *А*)

Сообщества данной ассоциации имеют наибольшее распространение на востоке Чукотского п-ова. По флористической насыщенности это одни из самых богатых ивовых сообществ, поскольку нередко они приурочены к умеренно увлажненным транзитно-аккумулятивным геохимическим ландшафтам, что значительно обогащает их видовой состав. В нижнем ярусе сообществ господствуют травы и кустарнички, предпочитающие эвтрофные, обогащенные основаниями почвы. Для данной ассоциации очень характерно присутствие видов диагностической группы *Saxifraga hirculus* (Секретарева, 1989).

Субассоциация Typicum subass. nov. (таблица, *А*, *а*).

Верхний ярус слагает *Salix lanata* subsp. *richardsonii*,[1] реже с ней содоминирует *S. alaxensis*. Очень характерно также присутствие или содоминирование в верхнем ярусе *Pentaphylloides fruticosa*.

В нижнем ярусе с наибольшим обилием и постоянством встречаются мезофильные травы, характерные для лугов, тундровых луговин и умеренно увлажненных мезотрофных тундр — *Eqisetum arvense* subsp. *borealis*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Carex podocarpa*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*, *Solidago compacta*, *Pedicularis capitata* и др. Достаточно хорошо представлены здесь и растения эвтрофных тундр, среди которых наиболее обильны и константны *Anemone parviflora*, *Saussurea angustifolia*, *Carex scirpoidea*, *Thalictrum alpinum*. Среди кустарничков в нижнем ярусе господствует *Salix reticulata*, во многих сообществах вместе с ним содоминирует и *Arctous erythrocarpa*.

В моховом покрове доминируют, особенно, под кроной кустарника, *Drepanocladus uncinatus*, виды родов *Brachythecium* (*B. turgidum*, *B. groenlandicum*), *Mnium*, *Bryum*. Однако наряду с ними значительную роль играют уже и тундровые виды мхов, резко повышающие свое обилие на прогалинах — *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, а также *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Hypnum bambergeri*, виды рода *Dicranum*. На участках голого грунта и в более сырых местах обычны и *Campylium stellatum*, *Pohlia cruda*, *Tortula norvegica*, *Tortella fragilis*.

В зависимости от подстилающих горных пород в сообществах данной субассоциации выделяются два варианта, различающиеся по флористическому составу. Первый вариант (var. typicum) выделяется на породах, умеренно обогащенных кальцием. В сообществах этого варианта выше участие гемиацидофильных видов, среди которых в нижнем ярусе обильны *Salix chamissonis* и *Dryas punctata* subsp. *alaskensis*. Второй вариант (var. *Dryas chamissonis*) выделяется на выходах карбонатных пород. Здесь в сообществах увеличивается роль гемикальцефитных видов, прежде всего *Dryas chamissonis*, сменяющего *Dryas punctata* subsp. *alaskensis*. Очень характерно также присутствие *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*, *Cardamine digitata* и др., отсутствующих в предыдущем варианте. В моховом покрове здесь основным доминантом становится *Tomenthypnum nitens*, повышается встречаемость *Drepanocladus intermedius*. В целом сообщества данного варианта флористически беднее предыдущего из-за выпадения ряда гемиацидофильных видов.

---

[1] Латинские названия мхов приводятся по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (1961), лишайников — по работе И. И. Макаровой и А. Е. Катенина (1979), сосудистых растений — по «Обзору географического распространения» (Юрцев и др., 1979а, б) и «Арктической флоре СССР» (1980, 1984, 1986, 1987).

Характеристика ассоциаций Arcto erythrocarpae—Salicetum lanatae-

Ассоциации	Arcto erythrocarpae — Salicetum lanatae-alaxensis (*A*)																			
Субассоциации	Typicum (a)										Asteretosum sibirici (b)									
Варианты	typicum					Dryas chamissonis					typicum					Dryas chamissonis				
№ описаний	23 Пе	96 Пе	45* Пе	106 Пе	83 Пе	4 Кр	19 Кр	7 Я	3* Я	72 Пу	79 Пе	16 Пе	39 Пе	53 Пе	75* Пе	42* Я	18 Я	15 Я	14 Кр	65 Пу
Проективное покрытие, %																				
Кустарники	65	60	60	80	85	80	55	85	70	85	60	60	60	80	80	75	55	60	60	85
Кустарнички	80	80	75	85	65	30	65	45	85	15	65	75	45	85	75	80	60	25	90	40
Злаки	5	5	5	2	+	15	+	2	2	+	10	5	20	20	10	5	2	3	+	20
Осоковидные	15	15	3	+	15	15	15	5	+	—	5	5	5	3	10	2	3	2	10	+
Разнотравье	15	20	65	25	20	75	60	45	80	60	55	45	50	75	70	65	55	65	45	65
Мхи	90	60	55	75	55	25	80	50	80	90	85	35	20	65	50	75	95	70	35	25
Лишайники	+	10	+	+	+	+	+	—	—	—	10	2	+	+	—	—	—	—	—	—
Общее число видов цветковых	34	34	36	33	25	26	32	22	24	20	42	40	38	40	30	33	26	32	26	21
Дифференцирующие виды ассоциации Arcto erythrocarpae—Salicetum lanataeaaxensis																				
Arctous erythrocarpa	2	2	2	3	2	2	·	2	3	1	+	2	r	3	3	3	2	1	·	2
Anemone parvijlora	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	+	·	r	r	+	1	+	2	1	2
Carex scirpoidea	1	2	+	+	r	1	1	+	r	·	r	+	+	+	·	+	1	r	1	+
Дифференцирующие виды ассоциации Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis																				
Empetrum subholarcticum	·	+	·	+	+	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Rhodiola atropurpurea	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	r	·	·	·	·	·	·	·
Pyrola incarnata	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·
Дифференцирующие виды субассоциации Typicum (*a*) ассоциации Arcto erythrocarpae — Salicetum lanatae-alaxensis																				
Salix lanata subsp. *richarbsonii*	4	4	4	4	5	5	4	5	4	5	·	·	+	+	+	·	·	·	+	3
Equisetum arvense	r	1	2	1	+	·	2	+	2	2	·	+	2	·	·	·	·	+	·	·
Saussurea angustifolia	+	2	+	·	2	r	1	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Дифференцирующие виды субассоциаций Asteretosum sibirici i Leymetosum interioris																				
Salix alaxensis	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	4	4	4	4	5	5	4	4	4	3
Chamerion latifolium	·	r	·	·	·	r	·	r	+	·	3	r	·	+	r	3	2	+	2	r
Artemisia tilesii	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	+	1	2	r	1	·	r	·	·	·
Aster sibiricus	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	r	·	2	1	+	+	·	·	·
Cerastium jenisejense	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	+	r	·	r	+	+	r	·	·	·
Leymus interior	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	r	·	+	·	·	·	·
Дифференцирующие виды субассоциаций Typicum (*c*) иHierochloetosum alpinae																				
Salix pulchra	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Polygonum triaterocarpum	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Galium boreale	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	+	·	·	·	·	·	·
Calamagrostis purpurea	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·
Дифференцирующие виды субассоциации Hierochloetosum alpinae																				
Hierochloë alpina	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

Таблица (*продолжение*)

alaxensis и Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis

Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis (*B*)															Постоянство						
Leymetosum interioris (*c*)					Typicum (*d*)					Hierochloetosum alpinae (*e*)											
typicum					typicum					typicum											
56* Пс	230^v Пс	15^v Пс	231^v Пс	234^v Пс	47 Я	113* Ге	111 Ге	100 Ге	101 Ге	1 Пе	2 Пе	38* Пе	71 Пе	21^v Пе							
85	90	45	40	40	45	70	75	75	60	45	45	45	55	40							
20	10	35	60	70	25	20	60	15	75	60	55	65	75	20							
10	10	5	20	30	10	30	30	15	3	15	15	25	35	25							
—	—	+	+	+	15	5	+	20	2	5	10	10	5	10							
40	50	25	20	20	75	90	70	85	40	15	20	20	30	25							
100	50	40	20	30	80	100	70	60	75	70	80	95	100	60							
—	—	2	—	—	+	+	—	—	—	30	35	45	10	5							
25	22	32	29	25	24	32	25	30	19	33	33	36	35	32	A	a	b	B	c	d	e
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V	V	V	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V	V	V	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	V	V	V	—	—	—	—
2	1	3	3	4	+	1	2	+	1	3	2	2	2	·	II	II	I	V	V	V	IV
+	·	r	2	1	2	1	r	r	4	2	2	2	2	·	I	I	I	V	IV	V	IV
+	1	r	+	·	+	2	+	r	·	r	r	r	+	+	I	—	II	V	IV	IV	V
2	2	1	1	·	·	·	·	·	·	1	2	2	1	1	I	—	I	III	IV	—	V
·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	·	·	·	·	·	IV	V	III	I	—	I	—
·	·	·	·	·	+	r	+	1	1	·	·	·	·	·	III	V	II	II	—	V	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	IV	—	—	—	—	—
5	5	3	3	3	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	III	I	V	II	V	I	—
2	+	2	+	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	IV	II	V	II	V	—	—
+	2	+	r	+	·	·	r	+	·	·	·	·	·	r	II	I	III	III	V	II	I
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	I	III	—	—	—	—
·	r	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	I	III	I	II	— —	—
1	+	+	2	1	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	I	—	II	II	V	—	I
2	·	·	+	·	3	4	4	5	4	3	3	3	3	3	—	—	—	IV	II	V	V
·	·	·	·	·	+	r	·	+	+	+	+	·	+	+	I	I	—	III	—	IV	IV
·	·	·	·	·	·	+	1	2	·	r	r	·	+	1	I	I	I	III	—	III	IV
·	·	·	·	1	·	2	3	1	+	·	·	·	·	2	—	—	I	II	I	IV	I
·	·	r	+	·	r	·	·	·	·	+	+	1	+	r	—	—	—	III	II	I	V
·	·	·	1	·	·	·	·	·	+	1	1	1	2	+	—	—	—	III	I	I	V

Ассоциации	Arcto erythrocarpae — Salicetum lanatae-alaxensis (*A*)																			
Субассоциации	Typicum (a)										Asteretosum sibirici (b)									
Варианты	typicum					Dryas chamissonis					typicum					Dryas chamissonis				
№ описаний	23 Пе	96 Пе	45* Пе	106 Пе	83 Пе	4 Кр	19 Кр	7 Я	3* Я	72 Пу	79 Пе	16 Пе	39 Пе	53 Пе	75* Пе	42* Я	18 Я	15 Я	14 Кр	65 Пу
Salix sphenophylla	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Gentiana glauca	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Дифференцирующие виды вариантов Dryas chamissonis																				
Dryas chamissonis	·	·	·	·	·	r	3	2	1	1	·	·	·	·	·	3	2	r	3	2
Parrya nudicaulis subsp. *septentrionalis*	·	·	·	·	·	r	r	1	1	·	·	·	·	·	·	r	·	·	·	·
Cardamine digitata	·	·	·	+	·	·	·	+	1	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Equisetum variegatum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	1	3	1	·
Primula egaliksensis	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	1	+	·	·
Прочие виды цветковых																				
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*	+	r	+	+	+	2	+	2	+	·	1	2	+	2	3	+	+	+	+	·
Solidago compacta	+	+	1	1	·	2	+	+	·	2	1	2	1	2	2	+	·	·	·	2
Salix reticulata	3	3	3	3	3	2	2	1	3	1	3	2	2	2	3	r	2	2	3	2
Festuca altaica	+	+	1	r	·	+	·	+	1	·	+	1	r	1	1	1	+	r	·	r
Hedysarum hedysaroides subsp. *tschuktschorum*	+	·	+	·	+	+	2	+	+	·	+	1	·	1	+	+	+	+	2	r
Pedicularis caritata	·	r	+	+	+	·	·	1	1	1	+	1	·	+	+	r	·	·	r	r
Carex podocarpa	2	+	+	·	2	2	2	1	·	·	+	1	+	+	2	·	·	·	·	·
Thalictrum alpinum	1	+	+	1	1	+	1	1	+	+	+	+	+	·	+	+	+	+	1	+
Pentaphylloides fruticosa	2	1	+	2	+	·	+	+	r	·	+	r	+	1	+	+	·	+	·	2
Polygonum viviparum	+	+	+	+	+	·	+	·	·	·	1	·	+	r	+	1	1	2	·	·
Parnassia kotzebuei	+	+	+	+	+	·	+	·	·	·	1	+	+	·	·	+	1	2	1	·
Dryas punctata subsp. *alaskensis*	+	3	1	2	2	·	·	·	·	·	3	3	+	2	2	·	·	·	·	·
Salix chamissonis	2	r	r	+	·	·	·	·	·	·	+	+	3	·	·	·	·	·	·	·
Valeriana capitata	+	·	+	·	·	+	r	·	1	2	r	·	·	+	·	·	+	+	·	·
Polemonium acutiflorum	+	·	r	+	·	·	r	·	·	r	+	+	1	·	1	·	·	+	·	·
Aconitum delphinifolium subsp. *paradoxum*	·	r	·	r	·	·	·	·	r	·	·	+	·	+	2	r	·	·	·	·
Poa arctica	+	·	+	+	·	·	·	·	·	·	1	+	+	+	+	·	·	·	·	·
Saxifraga nelsoniana	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	+	+	·	r	+	·	·	·	·	·
Dodecatheon frigidum	·	·	·	·	+	3	2	2	1	·	·	+	·	·	·	+	+	r	1	·
Anemone richardsonii	+	·	+	+	·	·	·	·	2	·	·	+	+	·	+	·	·	+	·	·
Trisetum spicatum	+	r	+	+	·	+	·	·	·	r	+	+	+	·	·	r	+	r	·	·
Bromus pumpellianus	+	·	+	·	·	2	·	·	·	·	·	·	·	2	+	+	+	+	+	2
Arctagrostis arundinacea	+	+	+	·	r	·	+	+	·	·	·	+	2	r	·	·	·	·	·	·
Salix glauca	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·
S. hastata	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	2	·	·	·	·	·	·
Stellaria ciliatosepala	·	·	+	·	·	r	·	·	·	·	r	·	·	·	r	·	·	·	·	·
Luzula multiflora subsp. *kjellmaniana*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	r	1	r	·	·	·	·	·	·
Petasites jrigidus	r	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	r	·	·	·	·	·	+	·
Rubus arcticus	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	r
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum*	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Angelica gmelinii	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	1	r	2	r	·	·	·	·	·

Таблица (*продолжение*)

Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis (*B*)															Постоянство						
Leymetosum interioris (*c*)					Typicum (*d*)					Hierochloetosum alpinae (*e*)											
typicum					typicum					typicum											
56* Пс	230˘ Пс	15˘ Пс	231˘ Пс	234˘ Пс	47 Я	113* Ге	111 Ге	100 Ге	101 Ге	1 Пе	2 Пе	38* Пе	71 Пе	21˘ Пе							
+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	1	2	+	r	—	—	—	II	I	—	V
·	·	·	r	r	·	+	·	+	·	r	r	1	+	r	—	—	—	III	II	II	V
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III	III	III	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	II	I	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	II	—	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	—	II	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	—	II	—	—	—	—
+	2	+	1	+	1	2	·	3	2	+	+	1	2	+	V	V	V	V	V	IV	V
+	+	+	+	+	+	r	r	2	+	+	+	+	1	r	IV	IV	IV	V	V	V	V
·	r	r	+	r	·	1	·	1	·	+	r	1	2	2	V	V	V	IV	IV	II	V
r	+	+	+	2	2	r	·	2	+	2	2	2	3	2	IV	IV	V	V	V	IV	V
+	·	1	1	·	·	+	+	·	·	+	+	+	2	+	IV	IV	V	IV	III	II	V
+	r	r	·	1	+	1	r	+	r	+	·	+	+	·	IV	IV	IV	IV	IV	V	III
·	·	+	·	·	2	1	+	2	+	1	2	r	+	1	III	IV	III	IV	I	V	V
·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	r	+	+	1	1	IV	V	V	III	—	II	V
·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	r	+	+	r	IV	IV	IV	II	I	—	IV
·	·	+	r	·	·	r	·	·	·	+	r	+	·	·	IV	IV	IV	II	II	I	III
·	·	r	·	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	IV	III	IV	I	I	I	—
·	r	+	2	r	·	·	·	+	·	1	1	1	+	r	III	III	III	IV	IV	I	V
+	1	r	1	+	2	1	3	2	1	r	r	+	·	+	II	II	II	V	V	V	IV
+	+	r	+	r	·	+	+	+	+	r	r	+	+	·	III	III	II	V	V	IV	IV
+	+	·	·	+	+	+	+	·	+	r	r	+	+	+	III	III	III	IV	III	IV	V
1	+	·	r	·	+	+	+	+	+	r	r	r	+	+	II	II	II	V	III	V	V
1	1	1	+	·	+	+	·	·	·	1	+	1	·	+	II	II	III	IV	IV	II	IV
+	r	r	·	·	1	·	·	r	+	r	r	·	·	r	II	I	II	III	III	III	III
·	·	·	·	r	r	2	·	1	+	·	·	·	·	·	III	III	III	II	I	IV	—
+	·	·	·	r	r	1	+	+	·	·	·	r	·	+	II	II	II	III	II	IV	II
·	·	+	1	+	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	III	III	III	II	III	III	—
+	·	1	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	II	II	II	II	III	—	I
·	·	·	·	·	1	2	·	·	·	·	·	·	·	·	III	III	II	I	—	II	—
+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	r	r	2	·	I	I	I	II	I	—	IV
+	·	1	·	1	·	·	·	·	·	r	·	·	1	·	I	I	II	II	III	—	II
·	r	r	·	·	+	·	·	·	·	r	r	·	·	·	I	I	I	II	II	I	II
·	·	+	+	r	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	—	II	II	III	I	—
·	·	·	·	·	·	2	·	r	·	·	·	·	·	r	I	I	I	I	—	II	I
·	·	·	·	·	·	2	4	·	+	·	·	·	·	+	I	—	I	II	—	III	I
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	r	+	·	·	I	I	I	I	—	—	III
·	·	·	·	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	II	—	III	I	—	I	—

Ассоциации	Arcto erythrocarpae — Salicetum lanatae-alaxensis (*A*)																			
Субассоциации	Typicum (a)										Asteretosum sibirici (b)									
Варианты	typicum					Dryas chamissonis					typicum					Dryas chamissonis				
№ описаний	23 Пе	96 Пе	45* Пе	106 Пе	83 Пе	4 Кр	19 Кр	7 Я	3* Я	72 Пу	79 Пе	16 Пе	39 Пе	53 Пе	75* Пе	42* Я	18 Я	15 Я	14 Кр	65 Пу
Equisetum scirpoides	·	+	+	+	+	1	·	r	·	r	+	·	+	+	+	·	·	·	·	·
Pedicularis oederi	r	+	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	r	·	·	+	+	r	1	·
Saxifraga hirculus	·	+	·	r	+	·	·	·	·	r	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·
Gentianella propingua	r	+	+	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	+
Wilhelmsia physodes	·	·	+	·	·	r	·	·	·	·	·	r	+	r	·	+	+	+	·	·
Silene acaulis	·	+	·	·	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	+	r	·	+	·
Draba juvenilis	·	·	·	+	·	r	+	·	1	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	r
Мхи																				
Drepanocladus uncinatus	1	3	1	3	2	·	2	·	2	·	1	2	2	2	2	1	1	1	2	·
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	4	3	1	·	1	·	1	·	+	·	2	1	·	3	1	·	·	·	·	·
Climacium dendroides	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	1	+	+	·	·	·
Bryum sp.	+	·	·	+	·	+	+	·	·	1	+	·	+	·	·	+	+	·	+	·
Aulacomnium palustre	1	·	1	·	2	·	·	·	·	·	2	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Tomenthypnum nitens	2	1	1	2	·	·	2	·	2	·	1	·	·	·	·	·	·	1	1	·
Brachythecium sp.	·	·	·	·	·	1	1	·	·	·	+	+	·	+	·	·	·	·	·	·
B. Turgidum	1	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	1	1	·	·	·	·	·	·	·
B. groenlandicum	·	1	·	2	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	·	·
B. salebrosum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	3	2	·	·
Dicranum sp.	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
D. majus	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	1	·	·	·	·	·
D. spadiceum	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·
D. congestum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·
Ditrichum flexicaule	+	·	+	+	·	·	+	·	+	1	·	·	·	·	·	+	1	1	·	·
Distichium capillaceum	·	+	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	1	+	·	·
Campylium stellatum	·	+	+	·	·	·	·	·	2	·	·	+	·	·	·	1	·	1	+	+
C protensum	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	2	1	·	·
Pohlia cruda	·	·	+	·	+	·	+	·	·	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·
Tortula norvegica	+	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	·
Tortella fragilis	+	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·
Timmia austriaca	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·
Rhytidiadelphus triquetrus	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	2	·	·	·	·	·
Hypnum bambergeri	+	·	+	·	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
H. lindbergii	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	1	1	1	·	·
Drepanocladus intermedius	·	·	·	·	·	·	1	·	·	3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Cyrtomnium hymenophyllum	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·
Polytrichum sp.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
P. juniperinum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	+	·	·	·	·	·
P. piliferum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
P. fragile	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Pleurozium schreberi	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Aulacomnium turgidum	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Лишайники																				
Cetraria islandica /	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	+	·	·	·	·	·	·
Masonhalea richardsonii /	+	1	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·

Таблица (*продолжение*)

Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis (*B*)															Постоянство						
Leymetosum interioris (*c*)					Typicum (*d*)					Hierochloetosum alpinae (*e*)											
typicum					typicum					typicum											
56* Пс	230 Пс	15 Пс	231 Пс	234 Пс	47 Я	113* Ге	111 Ге	100 Ге	101 Ге	1 Пе	2 Пе	38* Пе	71 Пе	21 Пе							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III	IV	II	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	III	II	III	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	II	I	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	II	II	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	I	III	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	I	II	—	—	—	—
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	II	I	—	—	—	—
2	1	2	+	·	3	2	+	+	+	·	+	1	2	+							
2	1	2	+	2	+	·	·	·	·	·	2	2	3	3							
+	2	+	·	+	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+							
+	·	·	·	·	·	·	2	2	·	·	·	·	·	·							
·	2	·	·	·	2	·	·	·	·	·	·	+	1	1							
·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	+	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
+	1	+	1	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	2							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	2	2	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·							
·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	2	+	+	1	·	·	2	·	3	·	·	·	·	1							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	1	·							
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	1	·	·							
·	·	·	·	·	·	3	·	·	·	·	·	·	·	·							
·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	2	2	·							
·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	+	·	·	+							
·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	+	1	1	+							
·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+							

Ассоциации	Arcto erythrocarpae—Salicetum lanatae-alaxensis (*A*)																			
Субассоциации	Typicum (a)										Asteretosum sibirici (b)									
Варианты	typicum					Dryas chamissonis					typicum					Dryas chamissonis				
№ описаний	23 Пе	96 Пе	45* Пе	106 Пе	83 Пе	4 Кр	19 Кр	7 Я	3* Я	72 Пу	79 Пе	16 Пе	39 Пе	53 Пе	75* Пе	42* Я	18 Я	15 Я	14 Кр	65 Пу
Peltigera aphthosa	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	2	+	·	·	·	·	·	·	·	·
P. malacea	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Dactylina arctica	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Cetraria cucullata	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
C. laevigata	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

Примечание. Единично с низкой константностью встречены — *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica* (2, 8, 12— +; 20—r); *Gentiana prostrata* (2, 4, 19—+; 3—r); *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata* (3—+; 36—2); *Cassiope tetragona* (3,6—r); *Luzula nivalis* (3—+); *Papaver macounii* (3, 5, 10—r; 6, 8—+); *Salix polaris* (3—r; 18—1; 19—+); *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides* (5—r; 14, 19—+); *Senecio frigidus* (5—+); *Andromeda polifolia* (6—r; 8—+); *Cardamine hyperborea* (7, 23—+); *Cystopteris montana* (7—+); *Delphinium chamissonis* (7—2); *Carex misandra* (8, 20—+; 18—r); *Lagotis minor* (8—+); *Minuartia arctica* (8, 20—+; 18—r); *M. rossii* subsp. *elegans* (8—+); *Saxifraga oppositifolia* subsp. *smalliana* (8—+; 18—r; 20—1); *Tophieldia pusilla* (8, 18—r; 17, 19, 20—+); *Oxyria digyna* (10—r; 20—1); *Erigeron humilis* (11, 19—r; 12, 17—+); *Parnassia palustris* subsp. *neogaea* (11, 17—+); *Senecio resedifolius* (11—+; 21—r); *Acomastylis rossii* (12—+; 33—r); *Antennaria friesiana* (12, 24, 25, 34—+; 32, 36—r); *Astragalus alpinus* (12, 13, 17, 25, 26—r; 24—+); *Luzula tundricola* (12—+); *Botrychium lunaria* (13, 15—+); *Carex tripartita* (13, 27—+; 14—r); *Phyllodoce caerulea* (13—1; 27—+); *Pyrola minor* (13, 14—1; 29, 30—r); *Cardamine pratensis* (14—+); *Gastrolychnis apetala* (14—+); *Moehringia lateriflora* (15—+); *Hierochloe odorata* subsp. *arctica* (17, 18, 19—+); *Carex membranacea* (20—+); *Hulteniella integrifolia* (20—1); *Pedicularis langsdorffii* (20—1); *Allium schoenoprasum* (21—2; 29—r; 30—+); *Festuca cryophila* (21—2; 25—1); *Betula exilis* (25, 34—r; 35—+); *Carex nesophila* (26, 35—+; 34—1); *Luzula confusa* (28, 33—r; 32, 34, 35—+); *Viola epipsiloides* (28—1; 29, 30—+); *Veratrum oxysepalum* (30, 34, 35, 36—r); *Senecio subfrigidus* (33, 34—+); *Loiseleuria procumbens* (34—+); *Lloydia serotina* (35, 36—+); *Arctous alpina* (35—1); *Ledum decumbens, Pedicularis verticillata* (35—+). Мхи — *Aulacomnium acuminatum* (2—1); *Drepanocladus revolvens, Tortella* sp. (3—+); *Mnium* sp. (3, 23—+); *Dicranum acutifolium* (4, 12—1); *D. bonjeanii* (4—1); *Ceratodon purpureus,*

Субассоциация Asteretosum sibirici subass. nov. (таблица, *A, b*).

Сообщества, входящие в эту субассоциацию, в основном приурочены к прирусловым участкам высоких пойменных террас и конусов выноса горных ручьев.

Верхний ярус слагает *Salix alaskensis*, которая чаще образует среднесомкнутые сообщества (55—80 %).

В нижнем ярусе наряду с растениями умеренно увлажненных тундровых луговин и мезотрофных тундр, характерных для ассоциации в целом, представлены и растения, предпочитающие свежие речные отложения — *Chamerion latifolium, Aster sibiricus, Leymus interior, Cerastium jenisejense* и др. Однако очень немногие из них содоминируют в травяном ярусе, чаще они встречаются в небольшом обилии и с низкой константностью. Характерно здесь также повышение обилия эрозиофила *Artemisia tilesii*. Среди кустарничков в нижнем ярусе доминируют *Salix reticulata* и *Arctous erythrocarpa*. В моховом покрове преобладают *Drepanocladus uncinatus, Climacium dendroides*, виды рода *Brachythecium* (*B. salebrosum, B. turgidum, B. groenlandicum*), реже встречаются и другие виды — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum, Aulacomnium palustre, Tomenthypnum nitens, Dicranum* sp. sp., *Polytrichum juniperinum, Rhytidiadelphus triquetrus*.

В данной субассоциации, как и в типической, в зависимости от подстилающих горных пород, выделяется два варианта. Для первого (var. typicum) характерно повышенное участие гемиацидофильных видов, присутствие и содоминирование *Dryas punctata* subsp. *alaskensis*; для второго (var. *Dryas chamissonis*) —

Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis (*B*)															Постоянство
Leymetosum interioris (*c*)					Typicum (*d*)					Hierochloetosum alpina (*e*)					
typicum					typicum					typicum					
56* Пс	230ᵛ Пс	15ᵛ Пс	231ᵛ Пс	234ᵛ Пс	47 Я	113* Ге	111 Ге	100 Ге	101 Ге	1 Пе	2 Пе	38* Пе	71 Пе	21ᵛ Пе	
·	·	2	·	1	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	
·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	1	·	+	
·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	1	1	·	+	
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	1	1	+	

Tortella tortuosa (5—+); *Isopterygium pulchellum, Orthothecium rufescens* (6—+); *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (7—+); *Campylium polygamum, Fussidens osmundoides* (8—+); *Hypnum vaucheri* (10—1); *Mnium blyttii, M. rugicum* (10—+); *Thuidium abietinum* (15—+); *Hylocomium pyrenaicum* (16—+); *Mniobryum wahlenbergii* (17, 19—+); *Catoscopium nigritum* (18, 19—+); *Bryum pseudotriquetrum, Leptobryum piriforme, Orthothecium chryseum* (19—+); *Philonotis tomentella* (19, 20—+); *Hypnum cupressiforme* (20—+); *Mnium ambiguum, Plagiothecium* sp., *Polytrichum alpinum* (22—+); *Rhacomitrium canescens* (24—+); *Rhytidium rugosum* (24, 26—+); *Hypnum* sp. (25—+); *Dicranum angustum, Rhizomnium pseudopunctatum* (27—+); *Ptilidium ciliare* (33, 34—+); *Dicranum leioneuron* (34—+). Лишайники — *Cetraria* sp. (2—+); *Ochrolechia frigida* (3—1); *Cladonia* sp. (4—+; 33—+); *Peltigera* sp. (4—+); *Stereocaolon alpinum* (12—1); *Cladonia pyxidata* (14—+); *Peltigera canina* (15, 24—+); *Cetraria andrejevii, Peltigera rufescens* (24—+); *Lobaria linita* (24, 26—+); *Stereocaolon glareosum* (24—1); *Cladonia coccifera, Nephroma expallidum* (26—+); *Tamnolia subuliformis* (33—+); *Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cladonia macroceras, Nephroma arcticum* (34—+); *Sphaerophorus globosus* (35, 36—+); *Cladonia elongata, Thamnolia vermicularis* (36—+).

Арабские цифры, «+» и «r» — обилие и покрытие видов в системе оценок, используемых школой Цюрих-Монпелье. Римские цифры — константность видов (для мхов и лишайников константность не подсчитывалась из-за отсутствия полных данных по всем описаниям). Пункты сбора материала: Пе — бухта Пенкигней, Кр — мыс Краузе, Я — п. Янракыннот, Пу — р. Путукунейвеем, Пс — р. Песцовая, Ге — р. Гетлянен. Звездочка обозначает номенклатурный тип синтаксона. Галочкой отмечены описания, сделанные А. Е. Катениным.

повышение участия гемикальцефильных видов, присутствие и содоминирование Dryas chamissonis.

Американские исследователи на горных известковых склонах Аляски выделяют ряд ассоциаций, близко примыкающих к Arcto erythrocarpae—Salicetum lanatae-alaxensis. Так, для юго-западной части Юкона в субальпийском поясе Бараньих гор M. Hoefs, I. Cowan, V. Krajina (1975) выделяют Arctostaphylo (rubrae-uvae-ursi)—Festuca (altaicae)—Salicetum reticulatae-glaucae и Arctostaphylo (rubrae)—Cassiopo (tetragonae)—Salicetum reticulatae-lanatae-glaucae. Для района Arrigetch Creek на Аляске D. J. Cooper (1986) выделяет ассоциацию Senecioni-lugentis—Salicetum lanatae. При существенных различиях во флористическом составе сопутствующих видов все эти ассоциации объединяет ряд общих доминантов, прежде всего *Salix lanata* s. l., *S. alaxensis, S. reticulata, Arctous erythrocarpa* (=*Arctostaphylos rubra*), *Dryas* sp. sp., *Carex scirpoidea, Anemone parviflora.*

Ассоциация Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis ass. nov.

(таблица, *B*)

Сообщества данной ассоциации приурочены к выходам кислых горных пород и представлены в районе исследования значительно меньше из-за ограниченного распространения последних. Встречаются эти сообщества, как и таковые предыдущей ассоциации, на речных и нагорных террасах, по конусам выноса горных ручьев, на менее прогреваемых участках горных склонов и их шлейфов.

Характерной особенностью сообществ данной ассоциации является присутствие в нижнем ярусе олиготрофных и мезотрофных ацидофильных трав и кустарничков, среди которых обильны прежде всего гипоарктические виды. Для данной ассоциации характерно присутствие диагностических групп видов *Empetrum subholarcticum* и *Rubus arcticus* (Секретарева, 1989).

Субассоциация Typicum subass. nov. (таблица, *B*, *d*).

Верхний ярус слагает преимущественно *Salix pulchra*. В нижнем ярусе с наибольшим обилием и постоянством встречаются мезофильные травы, характерные для умеренно увлажненных лугов, тундровых луговин и мезотрофных тундр — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Solidago compacta*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga nelsoniana*, *Aconitum delphinifolium* subsp. *paradoxum*, *Carex podocarpa*, *Pedicularis capitata*. Чаще здесь встречаются и луговые арктобореальные ацидофильные виды, из которых наиболее обильны *Calamagrostis purpurea*, *Rubus arcticus*, *Galium boreale*. Из гипоарктических трав часто отмечается *Polygonum tripterocarpum*. Среди кустарничков обильно представлены гипоарктические виды *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, значительную роль в сообществах играет и арктоальпийский вид *Salix chamissonis*. В моховом покрове обычно господствует *Drepanocladus uncinatus*, обильно встречаются *Bryum* sp. sp., *Polytrichum* sp. sp., реже отмечаются *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*.

Субассоциация Leymetosum interioris subass. nov. (таблица, *B*, *c*).

Сообщества данной ассоциации встречаются на высоких пойменных террасах горных рек, где приурочены к более грубым аллювиальным отложениям.

Верхний ярус слагает *Salix alaxensis*, который образует сообщества с различной сомкнутостью верхнего яруса (40—90 %) в зависимости от сукцессионной стадии.

В нижнем ярусе хорошо представлены растения, предпочитающие свежие речные отложения, но обильны из них только *Chamerion latifolium* и *Leymus interior*, постоянно встречается здесь (иногда в большом обилии) эрозиофил *Artemisia tilesii*. По-прежнему в травяном ярусе с большим обилием и постоянством представлены растения умеренно увлажненных тундровых луговин и мезотрофных тундр — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Solidago compacta*, *Valeriana capitata*, *Poa arctica* и др. Доминируют в нижнем ярусе в основном гипоарктические кустарнички *Empetrum subholarcticum* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, из трав — *Pyrola incarnata*.

В моховом покрове господствуют *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Climacium dendroides*, реже встречаются *Aulacomnium palustre*, *Dicranum* sp. sp. Достаточно обильно представлены виды рода *Polytrichum*, предпочитающие бедные субстраты. Под кроной ив нередко встречаются виды родов *Brachythecium*, *Bryum*, *Mnium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Субассоциация Hierochloetosum alpinae subass. nov. (таблица, *B*, *e*).

Сообщества данной субассоциации в основном встречаются на высоких пойменных террасах, где приурочены к сухим, хорошо дренированным бедным почвам.

Верхний ярус слагает *Salix pulchra*, который образует слабосомкнутые (40—50 %) и невысокие (0.5—0.8 м) сообщества, что говорит о менее благоприятных для кустарниковых ив условиях произрастания. Косвенно на это указывает и присутствие в сообществах растений, характерных для элювиальных геохимических ландшафтов, встречающихся здесь в основном на прогалинах в небольшом обилии — *Hierochloë alpina*, *Salix sphenophylla*, *Luzula confusa*, *Carex nesophila*, *Lloydia serotina*. Очень характерно для этих сообществ и господство на прогалинах *Festuca altaica*, предпочитающей сухие, хорошо дренированные почвы. Под кроной ив в основном сосредоточены мезофильные растения — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Solidago compacta*, *Carex podocarpa*, *Aconitum delphinifolium* subsp. *paradoxum* и др., из мхов здесь же встречаются *Drepanocladus uncinatus*, *Climacium dendroides*, *Dicranum majus*, а из лишайников — *Peltigera aphthosa*, *P. malacea*, *Cetraria islandica*, *Dactylina arctica*. В моховом покрове прогалин представлены уже тундровые виды — *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Dicranum congestum*. Обильны здесь и виды рода *Polytrichum*, *Pleurozium schreberi*, предпочитающие бедные почвы. На прогалинах, благодаря сухим дренированным почвам, повышается и обилие лишайников, из которых чаще встречаются *Cetraria cucullata*, *C. laevigata*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia macroceras* и др. В основном на прогалинах господствуют гипоарктические кустарнички — *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, реже — *Ledum decumbens*, *Betula exilis*. Последняя субассоциация, учитывая изменения в структуре верхнего яруса, повышение роли лишайников в сообществах, вероятно, заслуживает выделения ее в ассоциацию, но из-за небольшого количества материала, имеющегося в нашем распоряжении, рассматривается пока нами в качестве субассоциации Empetro subholarctici—Salicetum pulchrae-alaxensis.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1980. Т. 8. 334 с.; 1984. Т. 9. Ч. I. 334 с.; 1986. Т. 9. Ч. II. 190 с.; 1987. Т. 10. 412 с. — *Макарова И. И., Катенин А. Е.* Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения реки Амгуэмы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1443—1451. — *Определитель* листостебельных мхов Арктики СССР / Под ред. Л. И. Савич-Любицкой. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 716 с. — *Секретарева Н. А.* Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 498—508. — *Секретарева Н. А.* Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 3. С. 388—396. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разжевин В. Ю.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111—122; вып. 6. С. 74—83. — *Cooper D. J.* Arctic-alpine tundra vegetation of the Arrigetch Creek Valley, Alaska // Phytocoenologia. 1986. Vol. 14, N 4. P. 467—555. — *Hoefs M., Cowan I., Krajina V. J.* Phytosociological analysis and synthesis of Sheep Mountain, southwest Jukon Territory, Canada // Syesis. 1975. Vol. 8, N. 1. P. 125—228.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 26 IV 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29(571.66)

© 1991 г.

А. В. Домбровская

STEREOCAULON LAMBII (*LICHENES, STEREOCAULACEAE*) — НОВЫЙ ВИД С КАМЧАТКИ

A. V. DOMBROVSKAYA. *STEREOCAULON LAMBII* (*LICHENES, STEREOCAULACEAE*), A NEW SPECIES FROM KAMCHATKA

В статье дается описание нового вида лишайника с Камчатки, относящегося к роду *Stereocaulon*, секция *Denudata*.

Во время наших экспедиционных поездок на Камчатку в 80-х годах нами неоднократно собирался интересный вид из рода *Stereocaulon*, секция *Denudata* Jatta, по внешнему виду сходный с некоторыми формами *S. vesuvianum* Pers., однако, хорошо отличающийся от него рядом существенных признаков. Так, если у *S. vesuvianum* апотеции мелкие: 0.4—0.8(1) мм диам., боковые и плоские, или слабовыпуклые, то у нашего вида они гораздо крупнее: 0.5—1.5(2) мм диам., конечные и обычно сильно выпуклые, а споры более мелкие, до 27 мкм, часто состоящие из 2 клеток (из 2—4 клеток против 5—7 у *S. vesuvianum*). Вторым важным отличительным признаком является своеобразная форма филлокладиев, располагающихся на длинных ножках, наподобие миниатюрных гвоздиков, тогда как у *S. vesuvianum* филлокладии обычно сидячие. Третьим важным признаком является отсутствие стиктовой кислоты, и соответственно окрашивание филлокладиев под действием парафенилендиамина (Pd) не в оранжево-красный, а в серно-желтый цвет. Изучено 13 образцов.

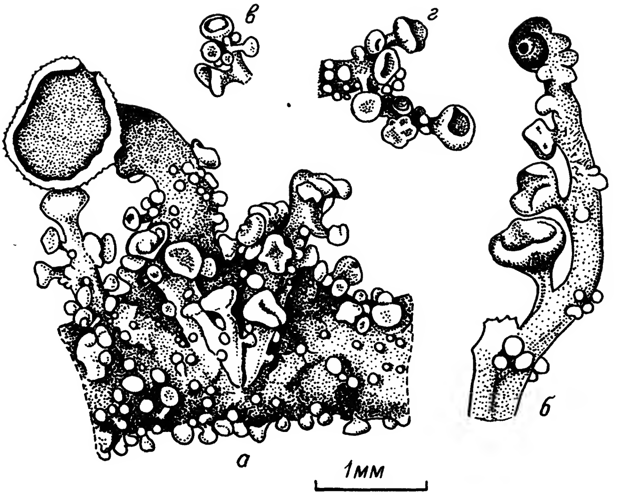
Новый камчатский вид мы решили назвать в честь известного американского лихенолога I. Mackenzie Lamb, он же Elke Mackenzie, автора монографической обработки рода *Stereocaulon* для Земного шара (Lamb, 1951, 1977, 1978). Пользуюсь случаем выразить благодарность сотруднице Ботанического института АН СССР И. А. Шапиро за определение лишайниковых веществ и сотруднице Полярно-альпийского ботанического сада-института И. М. Антоновой за анатомические исследования.

***Stereocaulon lambii* Dombr. sp. nov.**

(см. рисунок)

Thallus pulvinulos griseolo-brunneois laxos variegatos ad 6 cm in diam., substrato arcte adnatos formans. Pseudopodetia 2.5—3(4) cm longa, dorsiventralia, simplicia vel subramosa, ad fines angustata. Axes principates 0.7—1.3(1.7) mm crassi, teretes, hic inde subapplanati, lignosi, pallidi, tomentosi, rarius glabri.

Phyllocladia semper stipitata, clavos minutos imitantia, parva ac magna mixta, sed inferne majora, dorso densiora, centro plana, subconcava vel subconvexa griseoviridia obscuriora, marginibus pallidiora. Cephalodia ab imperfectis a compacte botryoidea granulosa, rarius setosa, *Stigonemate* praedita.



Stereocaulon lambii.

а — участок псевдоподеция с апотецием и укороченными веточками; *б* — веочка псевдоподеция с молодыми апотециями; *в, г* — группы филлокладиев на ножках.

Apothecia apicalia magna, ad 0.5—1.5(2.6) mm in diam., simplicia vel e discis secundariis formata, juvenilia plana vel subconcava, margine tenui albido-pruinoso cincta, majora valde convexa, marginibus revolutis. Epithecium atro-brunneum vel nigro-brunneum, 15—16.5 µm crassum, hymenio pallido, 45—60 µm, subhymenio olivaceo vel hyalino, 16—33 µm crasso, hypothecio hyalino ad brunnescenti-olivaceum, in parte centrali 70—130 µm, excipulo brunneo-rubeolo vel inconspicuo. Asci 45—50 µm; sporae (13) 23—27 µm x (2) 2.7 — 3.3 µm, bi-quadricellulares. Pycnidia frequentia, apice pseudopodecii sita. Pycnoconidia tenuia, baculiformia, subincurvata, finibus obtusata, 6.7—9 µm longa.

Substantiae lichenosae: Atranorinum ac substantiae non identificatae. Pd sulfurascens.

Ad lapides nudos in schistosis regionum silvaticae, subalpinae et alpinae; paeninsula Kamtschatka, brachia jugorum Sredinnyi et Kozyrevensis in vicinitate pagi Esso; vulcani Kliuczevskaja Sopka et Avaczinskaja Sopka mons Azhabacz prope lacum Azhabaczie.

Holotypus: Kamtschatka, in viciniis pagi Esso; vallis fl. Uksiczan, declive ad boreali-boreali-occidentem expositum, 850 m.s.m.; in schistosis magnilapidosis pro parte caespitosis inter pinetum (Pinus pumila), ad lapidem denudatum 12 VIII 1985 Dombrovskaja (LE).

Praeter holotypum specimina 12 scrupulose examinata sunt.

Affinitas: Species *Stereocaulo vesuviano* pulvinulis lapidibus arcte adnatis, pseudopodetiis lignosis, cephalodiis *Stigonema* continuentibus et phyllocadiis centro obscurioribus maxime affinis est, a quo tamen apotheciis apicalibus magnis, phyllocladiis stipitatis necnon colore in Pd sulfureo (nec aurantiaco-rubro) differt.

Таллом образует рыхлые, в центральной части более плотные, серовато-коричневые, иногда беловатые, пестрые, достигающие 6 см диам., 3 см выс. подушечки, прочно прикрепляющиеся к субстрату. Псевдоподеции 2.5—3 (4) см дл., дорсивентральные, простые, слабо разветвленные или несущие немногочисленные укороченные боковые ответвления, к концам немного сужающиеся из-за более мелких вверху филлокладиев. Стволики до 0.7—1.3(1.7) мм толщ., вальковатые, иногда, местами, несколько уплощенные, деревянистые, светлые, коричневые, лишь к основанию темнеющие, темно-коричневые, редко — черноватые, покрытые светлым клочковато-губчатым, желатинозным войлочком, иногда слабо развитым, реже голые.

Филлокладии всегда на ножках, достигающих 0.2—0.6 мм дл., имеющие вид мелких гвоздиков с широкими шляпками до 0.05—1.2(1.4) мм диам., вперемежку мелкие и крупные, но книзу увеличивающиеся в размерах, располагающиеся обычно более густо со спинной стороны псевдоподеция, с серо-зелеными, плоскими, слабовогнутыми или слабовыпуклыми центральными частями («центрами»), с более светлыми, белыми, утолщенными краями. У молодых филлокладиев края более ровные, у более крупных — извилистые, у некоторых почти не выражены или сдвинуты на нижнюю сторону.

Цефалодии от плохо сформированных до плотно-гроздевидных, зернистых или мелкозернистых, реже щетинистых, черно-коричневые, темно-коричневые, зеленовато- или серовато-темно-коричневые, более обильные с внутренней стороны псевдоподециев, особенно при разветвлении, со *Stigonema*. Иногда со свободно живущими кустиками этой водоросли между филлокладиев.

Апотеции встречаются на более старых подушечках, конечные, на верхушках основных стволиков и боковых, иногда укороченных, ответвлений, довольно крупные, до 0.5—1.5(2.6) мм диам., простые или из нескольких вторичных дисков и достигающие тогда 3(3.2) мм диам., молодые плоские или слабовыпуклые, с хорошо заметным тонким краем, обычно покрытым беловатым налетом, более крупные — сильно выпуклые, с загнутыми на нижнюю сторону краями, иногда радиально трещиноватые или сложенные пополам. Зрелые сумки и споры присутствуют в основном в выпуклых апотециях. Эпитеций темный, коричневый или черно-коричневый, 15—16.5 мкм толщ., гимений светлый, 45—60 мкм, субгимений оливковый или бесцветный, 16—33 мкм толщ., гипотеций бесцветный до коричневато-оливкового, 70—130 мкм толщ. (в центральных частях), эксципул коричнево-красноватый или неясный. Парафизы головчатые, сумки узкобулавовидные, 45—50 мкм, с четырьмя спорами, споры (13)23—27 мкм×(2)2.7—3.3 мкм, 2—3—4 клеточные.

Пикнидии встречаются часто, собраны в группы на концах основных стволиков и боковых ответвлений, выпуклые, красновато-черные, блестящие, с беловатым налетом между ними. Пикноконидии тонкие, палочковидные, слегка изогнутые, с притупленными концами, до 6.7—9 мкм дл.

Лишайниковые вещества: атранорин и неидентифицированные вещества, от парафенилендиамина серно-желтеет.

На голых камнях, на каменных осыпях в лесном, субальпийском и альпийском поясах гор.

Голотип: Камчатка, окрестности пос. Эссо, долина р. Уксичан, левого притока р. Быстрой, склон северо-северо-западной экспозиции, 850 м над ур. м., крупнокаменная, частично задернованная осыпь среди зарослей кедрового стланика. На голом камне. 12 VIII 1985, А. В. Домбровская.

Исследованные образцы: гора Ажабач, близ оз. Ажабачье, 1979, К. Кашкин; Авачинская сопка, каменистая тундра, 450 м над ур. м., 1980, И. М. Антонова; окр. пос. Эссо, крупнокаменные, частично задернованные осыпи, среди зарослей кедрового стланика, 500—850 м над ур. м., 9 образцов, 1985, 1988, 1989 гг., сборы А. В. Домбровской, Н. Е. Королевой, М. П. Вяткиной; Ключевская сопка, стационар «Подкова», 1985, А. В. Домбровская.

Родство: наиболее близок к *S. vesuvianum*, имеющему филлокладии с более темными центрами, сходную форму роста в виде плотно прирастающих к камням подушечек, деревянистые псевдоподеции и содержащие *Stigonema* цефалодии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Lamb I. M. On the morphology, phylogeny, and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon* // Canad. J. Bot. 1951. Vol. 29, N 5. P. 522—584. — *Lamb I. M.* A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // J. Hattori Bot. Lab. 1977. N 43. P. 191—355. —

Lamb I. M. Keys to the species of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // J. Hattori Bot. Lab. 1978. N 44. P. 209—250.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кольского научного центра АН СССР
Кировск

Получено 15 III 1990

УДК 582.26

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

Е. Г. Лупикина, Г. К. Хурсевич, Н. В. Рубина

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *UNDATODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

E. G. LUPIKINA, G. K. KHURSEVICH, N. V. RUBINA. THE TAXONOMIC STATUS OF THE GENUS *UNDATODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Дополнительные исследования створок рода *Undatodiscus* в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) позволили уточнить диагноз рода и выделить в нем новый вид. По наличию в прикраевой зоне створки ложного узелка, а также форме и расположению двугубых выростов род *Undatodiscus* принадлежит к семейству *Hemidiscaceae*.

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты электронно-микроскопических исследований створок представителей рода *Undatodiscus* из миоценовых отложений Камчатки и Западной Сибири в СЭМ типа JSM-35C японской фирмы JEOL. Ниже приведены уточненные диагнозы рода и двух его видов, один из которых является новым для науки.

Род *Undatodiscus* Lupik. (Братцева и др., 1984 : 274)

Клетки одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, с поясковым ободком. Створки круглые, с двойной волнистостью: радиальной по краю и концентрической в средней части лицевой поверхности. В зоне радиальной волнистости расположено кольцо отчетливо выраженных куполообразных выпуклостей с прямым или косым срезом со стороны загиба и обычно более плотным размещением ареол по сравнению с лицевой частью створки. Ареолы локулярные, со сплошным крибрумом на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней, прикрытым тонкой мембраной без видимых перфораций, которая плохо сохраняется в ископаемом состоянии. Кроме локулярных ареол, сгруппированных в радиальные ряды, на створке дискретно размещены поры (см. таблицу, *6*). В центре створки имеется группа изолированных ареол; реже они отсутствуют. Двугубые выросты размещены в выпуклостях на наружной поверхности створки (в вогнутостях на внутренней); их внутренняя часть «актиноциклюсового» типа: в виде сравнительно высокой, узкой, уплощенной трубки с расширенным концом и дуговидно изогнутой щелью, расположенной тангентально к радиусу створки; наружная часть выроста представлена небольшим круглым отверстием близ апикальной части куполообразной выпуклости или трубкой, пронизывающей тонкостенный вырост трапециевидной формы с ультраструктурой, визуально напоминающей крибрум ареол на наружной поверхности створки. От двугубых выростов по направлению к центру створки отходят гиалиновые лучи большей частью до 1/3—1/2 радиуса створки либо гиалиновые полосы, образованные несколькими слившимися гиалиновыми лучами. На границе с загибом створки имеется ложный узелок. Край загиба гиалиновый, узкий.

Тип рода: *Undatodiscus variabilis* (Lupik.) Lupik.

От рода *Actinocyclus* Ehr. (Simonsen, 1975 : 83—94; Villareal, Fryxell, 1983 : 452—466, и др.) отличается главным образом развитием выпуклостей в зоне радиальной волнистости по периферии лицевой части створки.

Род включает два пресноводных вымерших вида из миоценовых отложений азиатской части СССР.

Undatodiscus variabilis (Lupik.) Lupik. (Братцева и др., 1984 : 274—275, табл. 77, фиг. 18—24; табл. 78, фиг. 1—4; табл. 82, фиг. 5—9). — *Aulacodiscus variabilis* Lupik. (Лупикина, 1965 : 16, табл. 1, фиг. 1—6; табл. 2, фиг. 1—4).

Створки 38—81 мкм в диам. Куполообразных выпуклостей 7—12 на створке. В центре створки несколько ареол, окруженных гиалиновым кольцом. Ареолы (14—18 в 10 мкм по радиусу створки) расположены в радиальных рядах, 12—18 в 10 мкм. Двугубые выросты на внутренней поверхности загиба 2.4—4.7 мкм выс.; длина щели 2.2—3.5 мкм; на наружной поверхности заканчиваются небольшим круглым отверстием (см. таблицу, *1—4, 7*).

Пресноводный вымерший вид.

Поздний миоцен — Камчатка (эрмановская и классическая свиты).

Undatodiscus tubiformis **Rub., Lupik, et Churs. sp. nov.** — *Aulocadiscus variabilis* Lupik. sensu Рубина, 1976 : 58—59, табл. 2, фиг. 4, 5.

Створки 28—73 мкм в диам. Куполообразных выпуклостей 10—18 на створке. В центре створки несколько изолированных ареол или они отсутствуют. Радиальных рядов ареол 12—16 (редко до 18) в 10 мкм; ареол 14—17 (редко 19) в 10 мкм по радиусу створки. На внутренней поверхности загиба двугубые выросты 1.6—2.2 мкм выс. Их апикальная часть плохой сохранности. На наружной поверхности загиба они представлены высокой трубкой, пронизывающей тонкостенный вырост трапециевидной формы с тонкой ультраструктурой, визуально напоминающей наружный крибрум ареол. На границе с загибом перед двугубыми выростами расположены небольшие гиалиновые полосы, образованные несколькими слившимися короткими гиалиновыми лучами (см. таблицу, *5, 6, 8, 9*).

Тип: Западная Сибирь, Нижняя Обь, правый берег, обнажение 43 у с. Карымкары, абросимовская свита, нижний миоцен, единично; коллекция Н. В. Рубиной, хранится в Лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена Института геохимии и геофизики АН БССР (Минск), № 1—3. С. (см. таблицу, *9*).

От типового вида *U. variabilis* отличается трубковидной наружной частью двугубых выростов; географическим и геологическим распространением.

Пресноводный вымерший вид.

Ранний миоцен — Западная Сибирь (абросимовская свита).

Таким образом, представители рода *Undatodiscus* характеризуются присутствием на границе лицевой части створки и загиба ложного узелка и краевого кольца двугубых выростов, локулярными ареолами с наружным крибрумом и внутренним фораменом, заметным различием в структуре лицевой части створки и ее загиба, что позволяет с уверенностью отнести этот род к сем. *Hemidiscaceae* Hendey emend. Simonsen (Simonsen, 1975). Выделенный ранее *Undatodiscus sheshukovae* Lupik. (Братцева и др., 1984 : 275—276, табл. 78, фиг. 5—13; табл. 79, фиг. 1—6) по совокупности диагностических признаков следует перевести в род *Actinocyclus*.

Авторы благодарят З. И. Глезер за ценные советы при описании нового вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Братцева Г. М., Витухин Д. И., Гитерман Р. Е. и др. Атлас фауны и флоры неогеновых отложений Дальнего Востока. Точилинский опорный разрез Западной Камчатки. М.: Наука, 1984. 335 с. — *Лупикина Е. Г.* Новые и интересные диатомовые водоросли из эрмановских отложений Западной Камчатки // Нов. сист. низш. раст., 1965. Т. 2. С. 15—22. — *Рубина Н. В.* Новые и редкие виды родов *Coscinodiscus* Ehr. и *Aulacodiscus* Ehr. из континентальных верхнеолигоценовых и нижнемиоценовых отложений Западно-Сибирской низменности // Нов. сист. низш. раст., 1976. Т. 13. С. 54—59. — *Simonsen R.* On the pseudonodulus of the centric diatoms or *Hemidiscaceae* reconsidered // Nowa Hedw. 1975. Bd 53. S. 83—94. — *Villareal T. A., Fryxell G. A.* The genus *Actinocyclus* (*Bacillariophyceae*) : frustule morphology of *A. sagittulus* sp. nov. and two related species // J. Phycol. 183. Vol. 19. P. 452—456.

Институт вулканологии ДВО АН СССР
Петропавловск-Камчатский
Институт геохимии и геофизики АН БССР
Минск
Индустриальный институт
Тюмень

Получено 14 V 1990

УДК 005 : 582.949.22(498.3)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

Т. Р. Богоутдинова

НОВЫЙ ВИД РОДА *TEUCRIUM* (*LAMIACEAE*) ИЗ МОЛДОВЫ

T. R. BOGOUTDINOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *TEUCRIUM* (*LAMIACEAE*) FROM MOLDOVA

Дано описание нового вида рода *Teucrium* из Молдовы.

***Teucrium reuticum* Bogoutd. sp. nov. (Sect. *Polium* Schreb.).** — Suffruticulus caespitulos 10—25 cm lt. formans. Caules 3—15 cm lg., multi, procumbentes vel adscendentes, cylindrici, subglabri (pilis simplicibus brevissimis et sparsissimis tecti), sed glandulis sessilibus. Folia linearia, lineari-lanceolata vel oblanceolata, 5—16 mm lg., 0.8—3 mm lt., breviter petiolata, integerrima, subcoriacea, supra nitida, atro-viridia, glabra, subtus pallide viridia, dense glandulosa, glandulis sessilibus, nervo medio valde prominente, marginibus convolutis. Pedicelli 1—1.5 mm lg., glandulis sessilibus et pilis simplicibus brevibus sparsis tecti. Calyx tubuloso-campanulatus, 6—7 mm lg., 4 mm lt., subglaber, basi glandulis sessilibus sparsis tectus; calycis dentes ca. 2 mm lg., acutati vel in mucronem brevem attenuati, superiores ovato-lanceolati, inferiores triangulato-lanceolati. Corolla helvola, 12—15 mm lg., calyce duplo longior; tubus calyci aequalis, glaber; limbus glandulis sessilibus dense tectus; labii inferioris lobus medius integerrimus, rotundatus, lobi superiores elliptici, apice rotundati, margine conspicue ciliati, saepe violaceo vel viride reticulatim nervosi. Antherae flavae, fuscae vel violaceae. Nuculae ovatae, 1.8—1.9 mm lg., 1 mm lt., atro-fuscae, reticulato-foveolatae. Fl. VII—VIII. Fr. VIII—IX.

Typus: Moldova, distr. Orgeev, ad septentrionem versus pag. Butuczeny, terrasa lapidosa ripae primigeniae fl. Reut, 4 VIII 1989, T. Bogoutdinova (LE, isotypus CHIS).

Affinitas. A speciebus proximis: *T. montano* L. et *T. pannonico* A. Kerner pilis simplicibus subnullis, foliis subcoriaceis, supra nitidis et tempore florendi posteriore, a *T. pannonico* etiam nuculis reticulato-foveolatis differt.

Полукустарничек, образующий дернинки 10—25 см шир. Стебли 3—15 см дл., многочисленные, простертые или восходящие, цилиндрические, почти голые (с одиночными очень короткими простыми волосками, но с сидячими железками). Листья линейные, линейно-ланцетные или обратно-ланцетные, 5—16 мм дл., 0.8—3 мм шир., короткочерешковые, цельнокрайные, почти кожистые, сверху блестящие, темно-зеленые, голые, снизу бледно-зеленые, густожелезистые с сидячими железками и выдающейся средней жилкой, с завернутыми краями. Цветоножки 1—1.5 мм дл., с рассеянными сидячими железками и короткими простыми волосками. Чашечка трубчато-колокольчатая, 6—7 мм дл., 4 мм шир., почти голая, в основании с редкими сидячими железками; зубцы ее ок. 2 мм дл., заостренные или оттянутые в короткое острие, верхние яйцевидно-ланцетные, нижние треугольно-ланцетные. Венчик палевый, 12—15 мм дл., в 2 раза длиннее чашечки; его трубка равна чашечке, голая; отгиб густо покрыт сидячими железками; средняя лопасть нижней губы цельнокрайная, закругленная, верхние лопасти эллиптические с закругленной верхушкой, по краю заметно реснитчатые, часто с фиолетовой или зеленой сеткой жилок. Пыльники желтые, коричневые или фиолетовые. Орешки яйцевидные, 1.8—1.9 мм дл., 1 мм шир., темнобурые, сетчато-ямчатые. Цв. VII—VIII. Пл. VIII—IX.

Тип: Молдова, Оргеевский р-н, севернее с. Бутучены, каменистая терраса коренного берега р. Реут, 4 VIII 1989, Т. Богоутдинова (LE, изотип CHIS).

Паратипы (paratypi). Молдова, Оргеевский р-н, с. Требужены, крутой известняковый склон в 1 км от р. Реут, 10 X 1947, Л. Пожарисская (CHIS); близ с. Бутучены, скалистый берег р. Реут, 4 VIII 1954, Л. Николаева (LE, CHIS); к северо-востоку от с. Машкауцы, крутой каменистый склон коренного берега р. Реут, на щебнистом субстрате, 5 VII 1989, Т. Богоутдинова (CHIS); севернее с. Бутучены, каменистая терраса коренного берега р. Реут, 6, 19 VIII 1989, Т. Богоутдинова (LE, CHIS).

Родство. От наиболее близких видов *T. montanum* и *T. pannonicum* отличается почти полным отсутствием простых волосков на всем растении, почти кожистыми, сверху блестящими листьями и более поздним временем цветения, а от *T. pannonicum* также сетчато-ямчатыми орешками.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 7 XII 1990

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.45
© 1991 г.

Т. В. Гендельс, Л. Ю. Буданцев

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) С ПОМОЩЬЮ ЧИСЛОВОГО ИНДЕКСА

T. V. GENDELS, L. Yu. BUDANTSEV. THE STUDY OF VARIABILITY OF BLADE FORM IN *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) USING NUMERICAL INDEX

Излагается новый способ описания формы листовой пластинки с помощью индекса формы I_f на примере изучения изменчивости формы листа *Populus deltoides*. Определение числового значения индекса основано на рассмотрении листовой пластинки в виде плоскостной замкнутой фигуры в полярной системе координат. Предлагаемый способ позволяет изучать характер изменчивости и определять «типовые», т. е. наиболее типичные для таксона, формы листа.

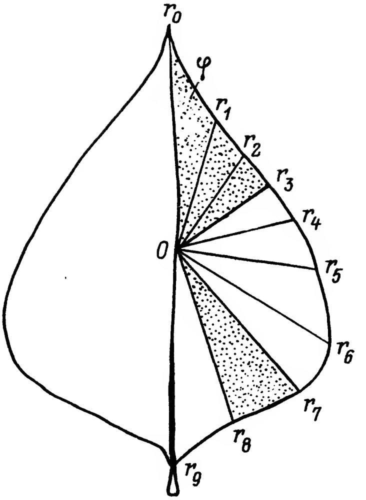
Описательная морфология листьев современных и особенно ископаемых цветковых растений (филлография) для целей их таксономии все более настоятельно требует применения количественных методов. Это важно также при изучении размаха индивидуальной изменчивости листьев у отдельных таксонов, определении морфологических критериев при разграничении по листьям близких таксонов.

Одним из основных параметров листовой пластинки является ее форма или точнее плоскостной контур. В большинстве современных классификаций морфологических признаков листа принято определять форму листовой пластинки по ее подобию геометрическим фигурам — окружности, эллипсу, ромбу, треугольнику и т. д. Отсюда форма листовой пластинки описывается как округлая, яйцевидная, эллиптическая, ромбовидная и т. д. (Федоров и др., 1956). Дальнейшая детализация формы пластинки производится путем раздельного описания ее основания и верхушки. При этом зона или сектор, ограничивающие основание и верхушку, выбираются произвольно. В качестве числового выражения той или иной формы листовой пластинки часто употребляется расчет отношения длины пластинки к ее ширине или отношение расстояния от основания до линии максимальной ширины пластинки ко всей ее длине (так называемый «коэффициент формы листа», Абашидзе, 1974). Эти методы позволяют описывать конкретные экземпляры листьев, но являются недостаточно чувствительными при сравнении более или менее объемных выборок листьев для изучения размаха их индивидуальной изменчивости и разграничения близких форм.

В последние годы были предприняты попытки разработки числовых методов, в том числе с применением компьютеров, описания формы листьев (Dale et al., 1971; Fox, Brazee, 1971; Исаков и др., 1982, 1984). Однако, по мнению самих авторов, эти методы пока оказываются недостаточно точными или громоздкими и неэкономичными из-за больших затрат машинного времени.

Для установления числовых значений разных по конфигурации форм пластинки листьев, относящихся к классу «простых, цельных (цельнокрайных и изрезаннокрайных)», широко распространенному у древесных цветковых, нами использован прием определения «индекса формы листовой пластинки» (I_f)

Рис. 1. Форма пластинки листа *Populus deltoides* с I_f 3411.



(Буданцев, Гендельс, 1989). С помощью этого приема можно дифференцировать на числовой основе формы листовых пластинок от округлых до ланцетовидных независимо от их линейных размеров, формы основания и верхушки. Полученные значения I_f для выборки листьев одного или нескольких сравниваемых таксонов могут быть удовлетворительно использованы для статистической обработки с целью выявления характера и направления их индивидуальной изменчивости, а также выбора «типового» (типичного) по форме листа. Получение значений I_f основано на рассмотрении листовой пластинки в виде плоскостной замкнутой фигуры, наложенной на сетку полярных координат с центром (О) в точке, делящей пополам срединную жилку листа. Радиусы-векторы отходят под определенным постоянным углом φ и пересекаются с линией абриса фигуры на разных расстояниях от точки О (рис. 1). Нами выбран угол 20°. Однако для некоторых растений (например, представителей видов рода *Ulmus*) целесообразно использовать угол 10°, что связано с особенностями верхушки и основания листа. Так как большинство простых листьев обладает более или менее выраженной осевой симметрией, то рассматривается лишь боковая половина пластинки в координатах 0°—180° ($r_0 \ldots r_9$). В случаях нецельнокрайных (зубчатых, пильчатых и т. п.) листьев абрис фигуры проводится кривой, касательной к основанию зубцов.

Если фигура отличается от правильной окружности, то $r_0 \neq r_1 \ldots r_8 \neq r_9$, а длина радиусов по сравнению с r_0 должна меняться в сторону убывания либо возрастания. Если выстроить последовательный ряд отношений $x_1 = r_0/r_1 \ldots x_9 = r_8/r_9$, то их значения будут больше, равны или меньше единицы. Точки скачкообразного перехода значений $x>1$ к $x=1$, к $x<1$ мы называем критическими. Так как фигура в полярных координатах разбита радиусами на 9 секторов (180°/20°), то критические точки могут располагаться на радиусах, ограничивающих один или несколько последовательных секторов. Числовой ряд количества секторов, расположенных между радиусами с критическими точками (их сумма равна 9), является выражением индекса формы листовой пластинки. Поскольку числовой ряд может начинаться как со значений $x>1$, так и $x<1$, то в первом случае мы перед числовым значением ставим знак «+», а во втором — «—». Возможность использования такого метода описания плоскостного контура листовой пластинки для значительной категории листьев может найти, вероятно, объяснение в скоррелированности роста листовой пластинки.

Приведем в качестве примера определение индекса для одной из форм листа *Populus deltoides* Marsh. (рис. 1). Измеряем длину радиусов-векторов при значениях углов 0°, 20°—180° в мм:

r_0 — 33.5;
r_1 — 19.0;
r_2 — 16.0;
r_3 — 14.0;
r_4 — 16.1;
r_5 — 17.5;
r_6 — 23.5;
r_7 — 20.0;
r_8 — 28.5;
r_9 — 34.0;

находим отношение $r_0/r_1 = x_1 \ldots r_8/r_9 = x_9$, т. е. $x_1=1.76$; $x_2=1.18$; $x_3=1.14$; $x_4=0.87$; $x_5=0.91$; $x_6=0.74$; $x_7=0.78$; $x_8=1.05$; $x_9=0.83$, и составляем числовой ряд секторов, расположенных между радиусами с критическими точками: x_1; x_2; $x_3>1$; x_4; x_5; x_6; $x_7<1$; $x_8>1$; $x_9<1$. Таким образом, индекс формы листа (I_f) запишется как 3 : 4 : 1 : 1 (рис. 1). В последующем изложении двоеточия

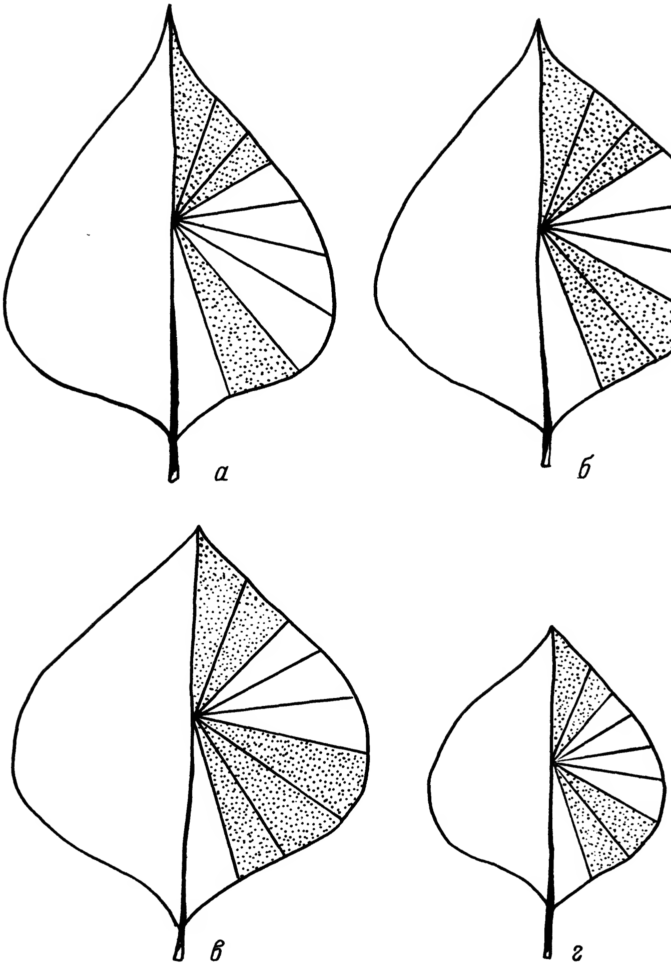


Рис. 2. Основные формы листовых пластинок *Populus deltoides*.
а — I_f 3411, *б* — I_f 3321, *в* — I_f 2331, *г* — I_f 2421.

опускаются. В нашем примере во всех случаях ряды начинаются со значений $x>1$, поэтому знак «+» мы опустили.

Использование описанного метода для определения «типового» по форме листа, а также для выявления характера и направления индивидуальной изменчивости формы пластинки листа можно проиллюстрировать на примере *Populus deltoides*. Определение I_f для выборки (n=100) позволило выявить 12 различных форм листовых пластинок с индексами 3321, 3411, 2421, 1521, 2322, 3222, 2511, 3231, 3312, 2412, из которых форма с I_f 3411 составила 50 % всей выборки, 3321 и 2421 — по 15.5 %, 2331 — 5.1 %. Эти 4 формы составили 86.1 % выборки (рис. 2). Для этого вида выявлена с помощью I_f закономерность в расположении листьев определенной формы на побеге. И на удлиненных и на укороченных побегах листья с I_f 3411 составляют 50 % всех листьев побега и расположены в верхней его части, в основании побега — листья с 2331 и 2421. Таким образом, на побеге *P. deltoides* можно отметить явную тенденцию перехода листовой пластинки ромбовидной формы I_f 2331 к форме, близкой к треугольной 3411 (листья треугольной формы в зависимости от степени удлиненности будут иметь индекс 252 или 342).

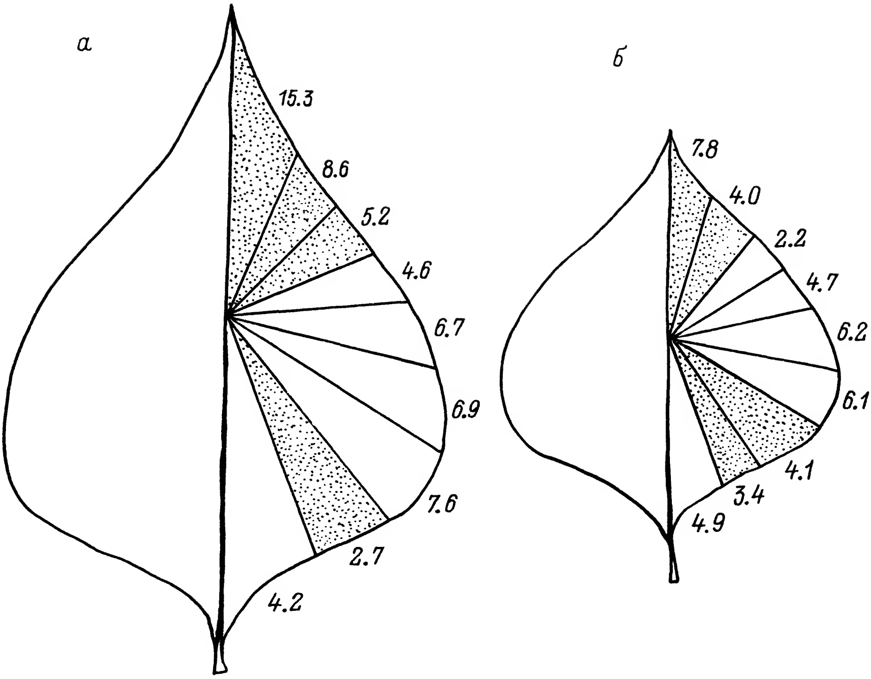


Рис. 3. Изменчивость различных частей листа *Populus deltoides*.
а — I_f 3411, *б* — I_f 2411. Цифрами обозначены коэффициенты вариации.

Интересные результаты получены и при изучении изменчивости различных частей пластинок листа (по значениям $x_1 \ldots x_9$) (рис. 3). Так, у формы 3411 и 2411 наиболее варьирует форма верхушки листа, но у формы 3411 коэффициент вариации в 2 раза больше, чем у формы 2421. Менее варьирует по сравнению с верхушкой у обеих форм основание пластинки.

В ходе изучения изменчивости различных частей листа было замечено, что отношения r_0/r_1 и r_8/r_9 могут быть использованы для количественной характеристики большей части форм верхушки и основания ($К_в$) (Федоров и др., 1956; Hickey, 1973). Теоретически рассчитав значения коэффициентов (т. е. $К_а = x_1 = r_0/r_1$ и $К_в = x_9 = r_8/r_9$), мы придали некоторым формам верхушки и основания количественные характеристики (рис. 4).

В нашем примере у *P. deltoides* характерно изменение верхушки от тупой ($К_а$=1.12) до оттянутой ($К_а$=2.61), с преобладанием острой ($К_а$=1.27—1.49). Основание листа клиновидноострое ($К_в$ = 0.73—0.78).

При определенном навыке индексы формы довольно легко расшифровываются, особенно при привлечении коэффициентов верхушки и основания. Так, I_f 342 обозначает лист треугольной формы, так же как и I_f 252, но первый имеет более оттянутую верхушку. Индекс 2331 определяет форму листа, близкую к правильной ромбовидной, т. е. такую, у которой самая широкая часть расположена почти посередине, в I_f 2331 цифра 2 обозначает острую, но не оттянутую верхушку, цифра 1 в сочетании с другими — острое или тупое основание в зависимости от коэффициента; I_f 3411 — лист почти треугольной формы, но его основание не усеченное, как при I_f342 (лист правильной треугольной формы), а острое, если $К_в$ до 0.78, и тупое, если $К_в$ от 0.79 до 0.99. Цифра 3 означает оттянутую верхушку, сочетание 34 : 11 — положение самой широкой части близко к основанию пластинки.

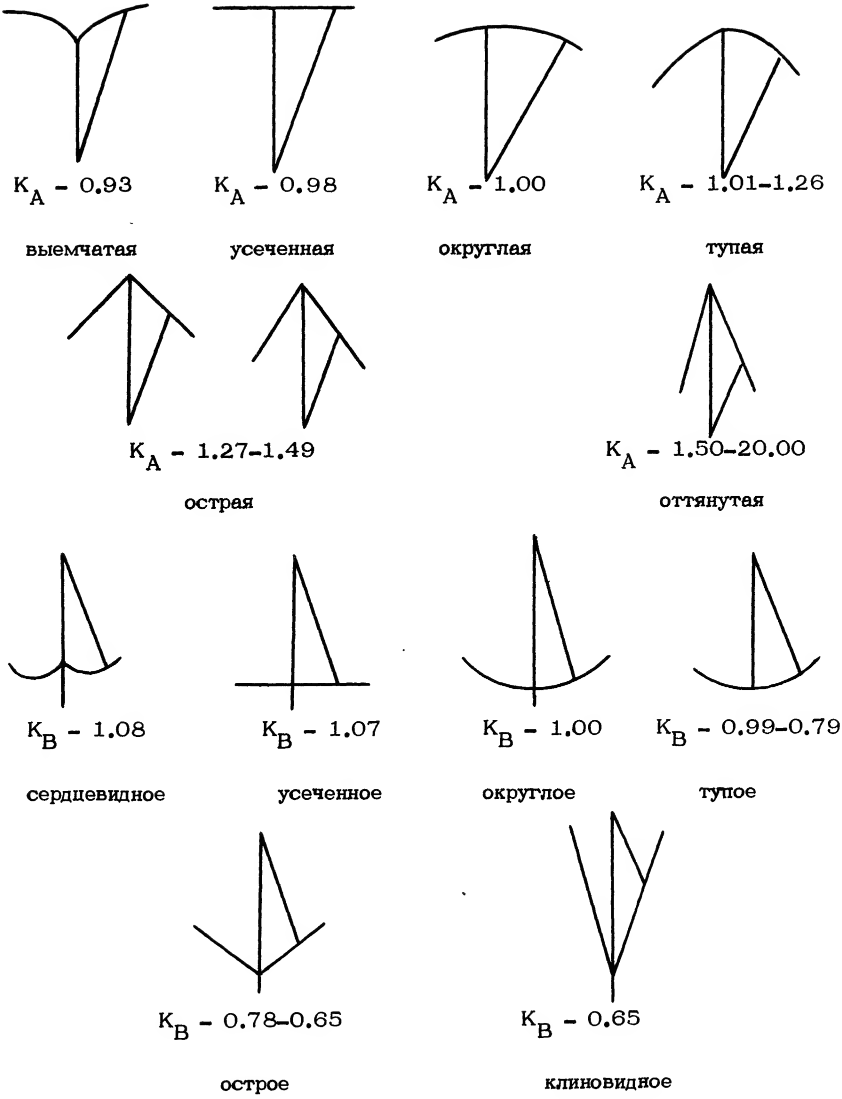


Рис. 4. Количественные характеристики некоторых типов верхушек (А) и оснований (В) листа.

Предложенный метод описания формы с помощью числового индекса достаточно прост, результаты легко интерпретируются. Для обработки больших выборок создано программно-математическое обеспечение, составлена программа на языке PL/1, которая в нашем примере реализована на машине ЕС-1033.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абашидзе Л. Я. Изменчивость листьев ценотических популяций восточного бука (*Fagus orientalis* Lipsky) // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 9. С. 1287—1293. — *Буданцев Л. Ю.*, *Гендельс Т. В.* Числовой способ описания формы простого цельного листа. А. с. 1530140 (СССР) // Б. И. 1989. № 47. — *Исаков В. Н.*, *Кулитис М. А.*, *Лейшовник Я. Я.* Методика аналитического описания формы листьев древесных растений // Биометрический анализ в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 38—44. —

Исаков В. Н., Висковатова Л. И., Лейшовник Я. Я. Исследование морфологии листа древесных средствами автоматизации. Рига: Зинатне, 1984. 185 с. — *Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с. — *Dale M. B., Groves R. H., Hull V. J., O'Callaghan J. F.* A new method for describing leaf shapes // New. Phytol. 1971. Vol. 70, N 2. P. 437—442. — *Fox R. D., Brazee R. D.* Numerical method of describing leaf shapes // J. Agr. Eng. Res. 1971. Vol. 16, N 4. P. 353—363. — *Hickey L. Y.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60, N 1. P. 17—33.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 28 VI 1988

УДК 581.55

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

С. В. Осипов

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ УЧАСТИЯ ВИДА В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ НА ОСНОВЕ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ И ВЫСОТЫ

S. V. OSIPOV. THE QUANTITATIVE INDEX OF THE SPECIES PARTICIPATION IN A PLANT COMMUNITY BASED ON THE PROJECTIVE COVER AND HEIGHT

Предложен показатель участия вида в растительном сообществе $У = (П \cdot В)^{2/3}$, где П — проективное покрытие и В — высота этого вида. Получаемые оценки можно рассматривать как площадную характеристику и как трансформацию значений объема занимаемого (покрываемого) видом надземного пространства. Показатель позволяет сравнивать виды существенно различающихся жизненных форм. Благодаря хорошей морфологической определенности использованных в показателе параметров и малой трудоемкости их измерения показатель может применяться при сборе и обработке массовых геоботанических материалов.

Существенным моментом в использовании количественных методик изучения растительного покрова является выбор и взвешивание признаков. Обычно признаками служат виды, экобиоморфы, экологические группы или другие единицы анализа, а вес им придается по каким-либо параметрам, отражающим их участие в растительных сообществах.

Для методики изучения строения растительного покрова (Осипов, 1990) потребовался показатель участия вида в сообществе (показатель обилия в широком смысле слова (Понятовская, 1964; Василевич, 1969)), удовлетворяющий следующим требованиям. Показатель должен быть количественным. Он должен отражать различия участия видов в одном сообществе (при этом подразумевалось, что достаточно отличать несколько уровней участия, но чтобы этот показатель позволял сравнивать виды разных жизненных форм). Показатель должен отражать изменения параметров одного и того же вида от одного сообщества к другому, а относительные значения показателя (относительно суммы оценок всех видов сообщества) — изменение относительного участия вида в сравниваемых сообществах. Последнее требование подразумевает, что сумма оценок всех видов сообщества должна отражать его мощность в сравнении с другими.

Использование существующих количественных параметров, отражающих участие вида в сообществе, было осложнено прежде всего двумя причинами. Одни параметры подходят для сравнения близких жизненных форм, но оказываются слишком односторонними при сравнении значительно различающихся жизненных форм, в том числе — видов разных ярусов. Измерение других параметров, более приемлемых для сравнения разных жизненных форм, оказывается слишком трудоемким. Одним из возможных выходов в данном случае является использование нескольких параметров, достаточно легко измеряемых и в совокупности отражающих необходимые стороны участия вида в сообществе.

Несколько параметров могут быть вовлечены в анализ такими способами, как использование еще при описании растительности комбинированных шкал обилия, построенных на основе нескольких параметров; вычисление нужного параметра на основе связи с другими (другим), более удобными для измерения; построение комбинированных показателей на основе нескольких «первичных» параметров; представление нескольких параметров одним вектором; отдельная обработка материалов на основе каждого из имеющихся в распоряжении параметров.

Показатели участия, построенные на основе нескольких параметров. В экологических работах используется немало комбинированных показателей участия видов в сообществе. Они построены на основе таких параметров, как:

биомасса и численность (Зенкевич, Броцкая, 1937; Кучерук, Савилова, 1985; показатель, предложенный Л. А. Зенкевичем и В. А. Броцкой, довольно широко используется в гидробиологических работах: Киселева, Славина, 1964; Маккавеева, 1964; Миловидова, 1966; Денисов, 1972; Иоганзен, Файзова, 1978);

биомасса и встречаемость[1] (Броцкая, Зенкевич, 1939; Воробьев, 1939; Мордухай-Болтовской, 1939, 1940; Зацепин и др., 1948; Понятовская, Сырокомская, 1960; Зимбалевская, 1965; Фрей, 1966; Наумов, 1973; Комарова, 1990);

встречаемость и численность (Уранов, 1935; Whitford, 1949; Палий, 1961; Петров, 1961; Kownacki, 1971; Наумов, 1973; Любин, 1974; Иоганзен, Файзова, 1978; Лапшина, 1982; Тодераш, 1984);

биомасса, встречаемость и численность (Арнольди, 1941, 1949; Иоганзен, Файзова, 1978);

биомасса и проективное покрытие (Понятовская, Сырокомская, 1960);

встречаемость и проективное покрытие (Hanson, 1934; Dyksterhuis, 1946; Понятовская, Сырокомская, 1960; Pandeya, 1961, по: Василевич, 1969 : 116; Нешатаев, 1971);

биомасса, встречаемость, численность, проективное покрытие и эти же параметры и высота (Kayama, 1961);

численность, проективное покрытие, площадь оснований и эти же параметры и встречаемость (Lindsey, 1956);

встречаемость, численность и площадь поперечного сечения стволов (Curtis, 1947; Curtis, McIntosh, 1951; этот показатель довольно часто используется в геоботанических работах);

численность и площадь поперечного сечения стволов (McIntosh, 1957);

биомасса и ее изменчивость в пространстве (Баканов, 1987; см. также Фрей, 1966; Василевич, 1969 : 117) и времени (по годам: Зарубин, 1988).

Комбинированные показатели также различаются между собой по способу «взвешивания» (чаще абсолютных используются различные относительные значения параметров и показателей) и математической структуре формулы.

В литературе в качестве недостатков таких показателей отмечалось, что в них часто слишком произвольно комбинируются различные «первичные» параметры; эти показатели обычно не имеют физического содержания; иногда складываются величины, выраженные в разных единицах измерения (хотя в основном показатели построены на основе умножения и деления параметров); такой показатель может иметь одно и то же значение при разных значениях входящих в него параметров. Во многих случаях такие недостатки могут быть сняты путем представления нескольких параметров одним вектором (Василевич, 1969). Но при этом остается вопрос о соотношении шкал, используемых при построении вектора параметров (в какой степени каждый параметр должен влиять на вектор? Нужна ли трансформация шкал?).

---

[1] Во многих работах встречаемость определяется как отношение числа площадок (проб) с данным видом к общему числу площадок, без различия того, были ли они заложены в одном сообществе или в совокупности сообществ (одного или разных типов). Поэтому в ряде случаев получаемый параметр частично содержит в себе и встречаемость, и постоянство (о понятиях «встречаемость» и «постоянство» см. Braun-Blanquet, 1951; Сукачев, 1972; Миркин и др., 1989).

Перечисленные показатели используют для отражения участия вида как в отдельных сообществах, так и в совокупности сообществ. Но есть показатели, которые содержат в себе такой параметр, как постоянство вида, и отражают роль вида только в совокупности сообществ (Acocks, 1953; Ružička, 1958; Буторина, 1963).

Материал и методика

Материалом послужили геоботанические описания широкого эколого-фитоценотического спектра, выполненные в горнотундровом, подгольцовом и лесном поясах хр. Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). При выполнении геоботанических описаний для каждого вида и яруса определяли высоту, вертикальную протяженность горизонта фотосинтеза, занятость площади (Раменский, 1971 : 72; для деревьев и кустарников это — сомкнутость крон), проективное покрытие, самопокрытие, численность и некоторые другие параметры. На основе их комбинирования были получены показатели, отражающие линейные, площадные и объемные размеры пространственной ниши вида. Каждый из этих показателей оценивали с точки зрения сформулированных выше требований. Для этого анализировали таблицы, подобные приведенной ниже. Они составлялись из реальных описаний и дополнялись гипотетическими примерами. По таким таблицам прослеживали, насколько удовлетворительно значения каждого показателя отражают изменения характеристик видов и сообществ в таких рядах, как ряд распределения видов по значимости в одном сообществе, ряд изменения параметров одних и тех же видов от сообщества к сообществу, ряд изменения от сообщества к сообществу суммы обилий всех видов, ряд изменения от сообщества к сообществу относительного значения одних и тех же видов. В качестве эталонных параметров для анализа в первом и последнем из названных рядов взята порядковая шкала доминант—субдоминант—ассектатор (нередко можно было различать больше рангов), а во втором и третьем рядах — проективное покрытие и другие измеренные параметры.

Приемлемость показателей оценивали на основе сравнения распределений их значений с распределениями значений эталонных параметров в рядах четырех названных выше типов. При этом учитывали особенности входящих в показатель параметров (содержательность, методические и технические возможности их определения) и физический смысл показателя.

Результаты и обсуждение

С точки зрения изложенного выше наиболее удовлетворительным из рассмотренных оказался показатель $У=(П\cdot В)^{2/3}$, где П и В — абсолютные или относительные значения проективного покрытия и высоты. Его физический смысл заключается в том, что он непосредственно отражает участие вида в сложении растительного сообщества. Его значения — это площадные или трансформированные объемные размеры занимаемого (покрываемого) видом надземного пространства.[2]

---

[2] При расчете мер включения (Семкин, 1987) предлагаемый показатель участия был использован в наиболее удобной форме, не требующей преобразования полевых изменений проективного покрытия и высоты, а именно: $У_1=(П\cdot B_1)^{2/3}$, где П — проективное покрытие в долях единицы, $В_1$ — высота вида в сантиметрах. Так как $В=В_1:В_э$, где $В_э$ — эталонная высота (например, максимальная для всей совокупности сообществ), В — высота вида в долях единицы, и $У=У_1:В_э^{2/3}$, то при расчете мер включения величина $В_э^{2/3}$ сокращается.

Распределение порядковых и количественных оценок обилия

Показатели	Сообщества	Эталонные виды					Сумма оценок всех видов сообщества
		Pa	Pp	Bd	Ra	Ps	
Проективное покрытие (над чертой, в долях единицы) и высота (под чертой, см)	1	$\frac{0.001}{26}$	$\frac{0.001}{26}$	$\frac{0.02}{26}$	$\frac{0.25}{26}$	$\frac{0.75}{3}$	$\frac{1.192}{196}$
	2	—	$\frac{0.15}{170}$	$\frac{0.01}{60}$	$\frac{0.40}{35}$	$\frac{0.85}{4}$	$\frac{1.465}{292}$
	3	$\frac{0.02}{900}$	$\frac{0.10}{190}$	$\frac{0.10}{100}$	$\frac{0.37}{25}$	$\frac{0.80}{5}$	$\frac{1.687}{1465}$
	4	$\frac{0.05}{1200}$	$\frac{0.01}{180}$	$\frac{0.18}{180}$	$\frac{0.30}{30}$	$\frac{0.85}{4}$	$\frac{1.673}{2882}$
	5	$\frac{0.10}{1200}$	$\frac{0.02}{160}$	$\frac{0.01}{100}$	$\frac{0.33}{20}$	$\frac{0.75}{5}$	$\frac{1.551}{3225}$
Порядковые оценки	1	А	А	А	соД	соД	Низкая
	2	—	Д	А	субД	субД	Выше
	3	соД	соД	А	А	А	Еще выше
	4	Д	А	А	А	А	Высокая
	5	Д	А	А	А	А	Высокая
Значения показателя	1	0.09	0.09	0.65	3.48	1.71	8.01
	2	—	8.67	0.71	5.81	2.23	18.07
$У_1$	3	6.86	7.11	4.64	4,45	2.52	30.66
	4	15.65	1.48	7.76	4.33	2.23	39.85
	5	24.33	2.17	1.00	3.51	2.42	40.75
Относительные значения показателя	1	1.1	1.1	8.1	43.4	21.3	100
	2	—	48.0	3.9	32.2	12.3	100
	3	22.4	23.2	15.1	14.5	8.2	100
$У_1$	4	39.3	3.7	19.5	10.9	5.6	100
	5	59.7	5.3	2.5	8.6	5.9	100

Примечание. Виды: Pa — *Picea ajanensis*, Pp — *Pinus pumila*, Bd — *Betula divaricata*, Ra — *Rhododendron aureum*, Ps — *Pleurozium schreberii*. Сообщества: 1) Ra—Ps, 2) Pp—Ra—Ps, 3) Pa—Pp—Bd—Ra—Ps, 4) Pa—Bd—Ra—Ps, 5) Pa—Ra—Ps. Д — доминант, соД — содоминант, субД — субдоминант, А — ассектатор. Проективное покрытие 0.001 указывается для единично встречающихся видов. Прочерк — вид не обнаружен.

Некоторые особенности предлагаемого показателя можно проследить по таблице (см. таблицу). В ней представлен достаточно широкий спектр жизненных форм видов и сообществ, приведены значения проективного покрытия и высоты, даны порядковые оценки участия видов (на основе шкалы доминант—субдоминант—ассектатор) и мощности сообществ. Эта часть таблицы и представляет собой те эталонные ряды, с которыми сравниваются распределения значений предлагаемого показателя. Как видно из таблицы, для одних и тех же видов от сообщества к сообществу «абсолютные» значения показателя изменяются вполне согласованно с проективным покрытием и высотой, а относительные значения — с порядковыми оценками участия (доминирования). В каждом сообществе виды различных жизненных форм (в том числе — разных ярусов) по «абсолютным» и относительным значениям показателя ранжируются вполне согласованно с порядковыми оценками их участия в сообществе. Но так как в показатель вошли только проективное покрытие и высота, то на его основе виды совершенно разных жизненных форм можно сравнивать лишь довольно приблизительно. Поэтому значения предлагаемого показателя порой следует рассматривать не как количественное, а как порядковое отражение участия вида в сложении растительного сообщества. Но различение нескольких (немногих) рангов участия обычно вполне достаточно для сравнительного анализа геоботанических материалов широкого эколого-фитоценотического спектра.

В таблице приведен следующий ряд сообществ: рододендроновые заросли зеленомошные—заросли кедрового стланика рододендроново-зеленомошные—еловое редколесье кедровостланиковое—ельник ерниково-рододендроново-зеленомошный—ельник рододендроново-зеленомошный. Для каждого из них на основе предлагаемого показателя вычислены суммы оценок участия всех видов. Полученные количественные значения хорошо соответствуют порядковым оценкам мощности этих сообществ.

При вычислении мощности сообществ, относительного обилия видов (относительно суммы обилий всех видов сообщества) или включения—сходства сообществ предлагаемый показатель позволяет вполне приемлемо соотносить видовой состав и распределение видов по обилию. Другие формы показателя (в степени, отличной от 2/3) резко увеличивают «вес» необильных видов и их общего количества в сообществе (при степени 1/3) или, наоборот, наиболее обильных (при степени 3/3).

Предлагаемый показатель построен на основе проективного покрытия и высоты — параметров, которые морфологически достаточно хорошо выражены у видов самых разных жизненных форм. Эти параметры часто используются в практике полевого изучения растительного покрова и доступны определению даже при маршрутных исследованиях. Форма вычисления — степень 2/3 — уменьшает влияние погрешностей измерения на получаемые значения показателя.

Высота и проективное покрытие, как показано в литературе, — важные эколого-фитоценотические параметры, отражающие большой спектр характеристик видов и сообществ. В частности, как для одного, так и для разных видов самых разных жизненных форм показана корреляция этих параметров с надземной фитомассой. Но еще более тесная связь наблюдается, когда одновременно учитываются и проективное покрытие, и высота (Johnson, Reid, 1964; Раменский, 1966; Ярошенко, 1967, 1969; Кильдюшевский, 1970; Куркин, 1974, 1980; Комарова, 1990). В ряде исследований для определения фитомассы и выявления экологических закономерностей использовано произведение проективного покрытия и высоты (Ярошенко, 1967; Куркин, 1974; Синицын, Чижик, 1978). По-видимому, и предлагаемый показатель участия может быть использован для отражения различных характеристик видов и сообществ.

За обсуждение и замечания я глубоко благодарен Б. И. Семкину, А. Г. Крылову, А. В. Глебову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море // Тр. Зоол. ин-та. 1941. Т. 7, вып. 2. С. 94—113. — *Арнольди Л. В.* Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. 2. Каркинитский залив // Тр. Севастоп. биол. станции. 1949. Т. 7. С. 127—192. — *Баканов А. И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. 64 с. Деп. в ВИНИТИ. 23.11.87, № 8593. — *Браун Д.* Методы исследования и учета растительности. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 316 с. — *Броцкая В. А., Зенкевич Л. А.* Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. Всесоюз. НИИ морского рыбного хоз-ва и океанографии. 1939. Т. 4. С. 5—126. — *Буторина Т. Н.* Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 30—51. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Воробьев В. П.* Бентос Азовского моря // Тр. Азовско-Черноморского НИИ рыбного хоз-ва и океанографии. 1949. Вып. 13. С. 9—193. — *Денисов Н. Е.* Некоторые вопросы методики водолазных исследований донных сообществ // Океанология. 1972. Т. 12, № 5. С. 884—891. — *Зарубин С. И.* Методика определения устойчивости и порядка доминирования ценопопуляций в травяных сообществах // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 128—134. — *Зацепин В. И., Зенкевич Л. А., Филатова З. А.* Материалы по количественному учету донной фауны литорали Кольского залива // Тр. Гос. океанограф. ин-та. 1948. Вып. 6 (18). С. 13—54. — *Зенкевич Л. А., Броцкая В. А.* Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря // Учен. зап. МГУ. Зоология. 1937. Вып. 13, № 3. С. 203—226. — *Зимбалевская Л. Н.* Сообщества беспозвоночных в зарослях высшей водной растительности среднего Днепра // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 3. С. 38—48. — *Иогансен Б. Г., Файзова Л. В.* Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 215—225. — *Кильдюшевский И. Д.* Опыт определения массы мха *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. по его высоте и проективному покрытию // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 9. С. 1316—1319. — *Киселева М. И., Славина О. Я.* Донные биоценозы у западного побережья Крыма // Тр. Севастоп. биол. станции. 1964. Т. 15. С. 152—177. — *Комарова Т. А.* Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня: Дисс. . . .д-ра биол. наук. Владивосток, 1990. 502 с. — *Куркин К. А.* Динамика роста трав на орошаемых культурных пастбищах // Мелиорация земель Мещерской низменности. Рязань: Изд-во ВНИИ гидротехники и мелиорации, 1974. С. 54—68. — *Куркин К. А.* Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 3. С. 40—56. — *Кучерук Н. В., Савилова Т. А.* Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района северо-перуанского апвелинга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 70—79. — *Лапшина В. И.* Использование модификации индекса плотности в исследованиях планктона // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбного хоз-ва и океанографии. 1982. Т. 106. С. 133—140. — *Любин В. А.* Изменения в составе фауны малощетинковых червей Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 6. С. 47—52. — *Маккавеева Е. Б.* Макрофауна биоценоза зарослей западного побережья Крыма // Тр. Севастоп. биол. станции. 1964. Т. 15. С. 180—195. — *Миловидова Н. Ю.* Донные биоценозы Новороссийской бухты // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. Киев: Наук. думка, 1966. С. 75—89. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов. М.: Наука, 1989. 223 с. — *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* О годовых изменениях в бентосе Таганрогского залива // Зоол. журн. 1939. Т. 18, вып. 6. С. 989—1009. — *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Состав и распределение донной фауны в водоемах дельты Дона // Тр. Азовско-Черномор. НИИ рыбного хоз-ва и океанографии. 1940. Вып. 12, ч. 2. С. 3—96. — *Наумов А. Г.* Биогеографическая природа руководящих видов зоопланктона Тихоокеанского сектора Южного океана // Тр. Всесоюз. НИИ морского рыбного хоз-ва и океанографии. 1973. Т. 84, вып. 4. С. 148—158. — *Нешатаев Ю. Н.* Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 181—205. — *Осипов С. В.* Растительный покров подгольцового пояса хр. Ям-Алинь: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 22 с. — *Палий В. Ф.* О количественных показателей при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 1. С. 3—6. — *Петров К. М.* Биоценозы рыхлых грунтов черноморской части подводного склона Таманского полуострова // Зоол. журн. 1961. т. 40, вып. 3. С. 318—325. — *Понятовская В. М.* Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 209—299. — *Понятовская В. М., Сырокомская И. В.* Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1960. Вып. 12. С. 171—180. — *Раменский Л. Г.* Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова // Тр. МОИП. 1966. Т. 27. С. 17—45. — *Раменский Л. Г.* Учет и описание растительности (на основе проективного метода) // Избранные работы. Л.: Наука, 1971. С. 57—105. — *Семкин Б. И.* Сравнительный многомерный анализ структурной организации растительного покрова: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1987. 34 с. — *Синицын Н. В., Чижик А. И.* Влияние водного режима почв в поймах рек на урожай и качество трав // Мелиорация переувлажненных земель. Минск, 1978. С. 103—115. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов // Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. С. 15—141. — *Тодераш И. К.* Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1984. 172 с. — *Уранов А. А.* О сопряженности компонентов растительного ценоза // Учен. зап. МГПИ. 1935. № 1. С. 59—85. — *Фрей Т. Э.-А.* Некоторые аспекты фитоценотической значимости вида в растительном сообществе // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 8. С. 1073—1084. — *Ярошенко П. Д.* К методике определения веса травостоев по высоте основной массы и проективному покрытию // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 4. С. 120—123. — *Ярошенко П. Д.* Теоретические вопросы в курсах ботаники для высшей школы. Владимир: Изд-во Владимир. гос. пед. ин-та, 1969. 216 с. — *Acocks J. P. H.* Veld types of South Africa. Pretoria: The Government printer. 1953. 192 p. (Botanical survey memoir. N 28). — *Braun-Blanquet J.* Planzensoziologie. Wien, 1951. 631 s. — *Curtis J. T.* The palo verde forest type near Gonivaves, Haiti, and its relation to the surrounding vegetation // Caribbean For. 1947. Vol. 8. P. 1—26. — *Curtis J. T., McIntosh R. P.* An upland forest continuum in the prairie—forest border region of Wisconsin // Ecology. 1951. Vol. 32, N 3. P. 476—496. — *Dyksterhuis E. J.* The vegetation of the Fort Worth prairie // Ecol. Monogr. 1946. Vol. 16, N 1. P. 1—29. — *Hanson H. C.* A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in Western North Dakota // J. Agric. Res. 1934. Vol. 49. P. 815—842. — *Johnson W. M., Reid E. H.* Range condition classification of bunch-grass range at the Maniton Experimental Forest in Colorado // J. Range Management. 1964. Vol. 17, N 3. — *Kayama R.* New methods of quantitative representation of the structure of plant communities. 4 // Jap. J. Ecol. 1961. Vol. 11; N 4. — *Kownacki A.* Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra Mts // Acta hydrobiol. 1971. Vol. 13, N 4. P. 439—464. — *Lindsey A. A.* Sampling methods and community attributes in forest ecology // Forest Sci. 1956. Vol. 2, N 1. P. 287—296. — *McIntosh R. P.* The York Woods, a case history of forest succession in southern Wisconsin // Ecology. 1957. Vol. 38, N 1. P. 29—31. — *Ružička M.* Anwendung mathematisch-statistischer Methoden in der Geobotanik (synthetische Bearbeitung von Aufnahmen) // Biologia. 1958. R. 13, čislo 9. Str. 647—661. — *Whitford P. B.* Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth // Ecology. 1949. Vol. 30, N 2. P. 199—208.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР
Владивосток

Получено 28 VI 1990

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 582.34:502.72(47)

© 1991 г.

М. Ф. Бойко

РЕДКИЕ ВИДЫ БРИОФЛОРЫ СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

M. F. BOIKO. RARE SPECIES OF BRYOFLORA OF THE STEPPE ZONE OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Приводится список редких и исчезающих видов мохообразных степной зоны европейской части СССР, краткая характеристика распространения их в степной зоне и причины исчезновения ряда видов. Сообщается о необходимых мерах по их охране.

Охрана редких видов бриофлоры — одна из актуальных задач по сохранению генофонда растительного мира, который быстрыми темпами обедняется под сильным антропогенным воздействием. Вследствие специфических эколого-биологических особенностей мохообразных обеспечить охрану видов можно единственным путем — охраной природных участков, экосистем, где они обитают. На эту специфику охраны мохообразных еще в 60-е годы обратили внимание В. М. Мельничук (1966), а также другие авторы.

В связи с необходимостью дифференцированного подхода к определению охранных мер для различных видов мохообразных нами изучалось состояние популяций видов в степной зоне и определялся их статус. Существуют различные шкалы категорий редкости видов растений (Брадис, Андрiенко, 1973; Бойко, 1976; Шляков, Константинова, 1982; Красная..., 1984). Нами предложены для мохообразных степной зоны следующие категории редкости:

1-я категория. Исчезнувшие или вероятно исчезнувшие в районе исследований виды. Сюда относятся виды, местонахождения которых уничтожены, а также виды, собрать которые в последние 50—70 лет не удалось. Правда, местонахождения последних нельзя достоверно считать уничтоженными. Возможно, когда-то, в каком-то месте эти виды будут обнаружены, но, учитывая характер воздействия человека на окружающую среду в последние десятилетия, да еще в условиях степной зоны, это весьма проблематично. В случае находки они, естественно, будут отнесены к другой категории редкости.

2-я категория. (Соответствует III категории, принятой в Красной книге СССР, 1984). Это редкие виды, встречающиеся в небольшом количестве на ограниченной территории, которым сейчас не грозит исчезновение, но при неблагоприятном воздействии природных или антропогенных факторов они могут исчезнуть. Виды мохообразных, относящиеся к данной категории, имеют от 1 до 7 местонахождений в степной зоне. За пределами исследуемого района они также редки.

3-я категория. Виды, редко встречающиеся в районе исследований — степной зоне, но в других регионах довольно обычные.

Изучение редких и исчезающих видов мохообразных в степной зоне было проведено по следующему плану. Составлен общий список видов мохообразных, в том числе аннотированные списки видов мохообразных Черноморского биосферного заповедника и биосферного заповедника Аксания-Нова, а также

Каневского и Хоперского заповедников, что явилось частью первого этапа мониторинга окружающей среды, проводимого на базе заповедников. Далее по материалам собственных исследований, литературным и гербарным данным в соответствии с принятыми категориями редкости был составлен список редких и исчезающих видов. Затем осуществлена проверка местонахождений этих видов в натуре и оценено состояние их популяций.

Число видов, ставших редкими и исчезающими вследствие хозяйственной деятельности человека, а не в результате воздействия естественно-исторических причин, и их состав дают определенное представление о степени и характере антропогенного влияния на бриофлору в различных регио́нах. Хотя оно проявляется в разных районах по-разному, но ответ бриофлоры одинаков: исчезновение наименее устойчивых видов, сокращение популяций других, угнетение воспроизведения, роста и развития третьих и т. д. Для исследователя эти изменения проявятся следующим образом: не будут повторены старые находки редких видов, вследствие чего они будут отнесены к категории исчезнувших или вероятно исчезнувших, сократится количество находок многих наименее устойчивых видов (часто до одной-единственной), многие виды будут найдены только в стерильном состоянии, без спорогонов и т. д. Результат антропогенного воздействия на мохообразные можно отразить введением специального индекса антропогенного прессинга (ИАП) на бриофлору (как, очевидно, вообще на флору). Индекс можно рассчитать по формуле:

$$\text{ИАП}=\frac{\text{Рв}}{\text{Ф}}\cdot 100\ \%,$$

где ИАП — индекс атропогенного прессинга; Рв — количество исчезнувших и вероятно исчезнувших вследствие деятельности человека видов; Ф — общее количество видов во флоре региона. ИАП выражается в процентах и может служить главным образом как показатель степени антропогенного влияния на бриофлору исследуемого региона, а также для сравнительного анализа. Границы значений индекса — от 0 до 100.

Исчезнувших или вероятно исчезнувших при воздействии антропогенного фактора видов насчитывается 15 (при общем числе видов бриофлоры — 310). Местопроизрастания большинства из них (11 видов) были связаны с водоемами или болотами, т. е. с наиболее легко ранимыми объектами природной среды (водоемы загрязнены, болота осушены). Другие виды связаны с обнажениями горных пород, которые интенсивно разрабатываются, а это приводит к исчезновению редких видов. Расчет по предложенной формуле показывает, что величина ИАП для степной зоны равна 4.8 %. Если учесть, что мохообразные в силу своих эколого-биологических особенностей более устойчивы против негативных воздействий человека, чем сосудистые растения, то эта величина свидетельствует об очень сильном антропогенном давлении на степную зону в целом. И действительно, в этом отношении наши данные совпадают с данными физико-географов. Сейчас по уровню антропогенизации, степени насыщенности антропогенными комплексами (Мильков, 1977, и др.) степная зона в СССР находится на первом месте по сравнению с другими зонами. На долю антропогенных ландшафтов в разных местах приходится от 75—80 % до 100 % всей площади зоны.

Приводим перечень мохообразных первой категории редкости, т. е. исчезнувших или вероятно исчезнувших видов в районе исследований.

1. *Sphagnum papillosum*. Единственная находка в степной зоне сделана Е. М. Лавренко в 20-е годы на второй песчаной террасе р. Северский Донец возле с. Лиман Змиевского р-на Харьковской обл. (Зеров, 1964). Позже там были проведены мелиоративные работы (болота осушены), местообитания уничтожены (Лавренко, 1973)

2. *S. capillifolium* (=*S. acutifolium* Ehrh., *S. nemoreum* auct.). Были известны три местонахождения вида в степной зоне: окр. г. Днепропетровска (Сідельник, 1948), окр. г. Изюма Харьковской обл. и окр. г. Красного Лимана Донецкой обл. Находки сделаны в 20—30-е годы. Нами вид не обнаружен. Есть основания считать его исчезнувшим в степной зоне.

3. *S. warnstorfii*. Вид отмечался только один раз (Еліашевич, 1927; Зеров, 1964) в окр. г. Днепропетровска. Местообитание в связи с расширением границ города разрушено.

4. *S. fuscum*. Вид был собран Е. М. Лавренко один раз в окр. г. Красного Лимана Донецкой обл. в 20-е годы (Зеров, 1964).

5. *S. contortum*. Вид собран дважды более чем полвека назад. Возле с. Кучеровки Купянского р-на Харьковской обл. — Е. М. Лавренко и возле с. Ольховое Станично-Луганского р-на Луганской обл. — Д. К. Зеровым (Зеров, 1964).

6. *S. cuspidatum*. Местообитание вида в окр. с. Лиман Змиевского р-на Харьковской обл. (Кац, 1924, по: Зеров, 1964) разрушено при проведении мелиоративных работ (Лавренко, 1973).

7. *Pseudephemerum nitidum*. Редкий вид, был найден в 20-е годы в Запорожской обл. на Каменской арене в плавнях р. Скаженой и в окр. г. Запорожья (Бачурина, Мельничук, 1987). Первое местонахождение затоплено водами водохранилища, второе разрушено. Попытки обнаружить вид сейчас не привели к успеху.

8. *Phascum curvicolle*. Единственный раз был собран В. Н. Сукачевым в 1923 г. в степном заповеднике Аскания-Нова (Савич, 1926). Образец хранится в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE). Других находок в степной зоне нет. Несмотря на тщательные поиски, найти вид не удалось. Причин исчезновения может быть много: это и вытеснение популяции более конкурентоспособными видами, и уничтожение скотом в периоды ослабления или даже отсутствия в течение ряда лет заповедного режима. Возможно, что участки с популяцией вида были распаханы, ведь территория заповедника за эти десятилетия сильно сократилась.

9. *Eucladium verticillatum*. Местонахождение вида у с. Раздольное (бывш. Каракуба и Каракубстрой) Старобешевского р-на Донецкой обл. (сборы 20-х годов, Лазаренко, 1929) не сохранилось.

10. *Bryum weigelii* (=*B. duvalii* Voit.). Две находки вида сделаны еще в 20-е годы: возле с. Староласпы Старобешевского р-на и с. Старогнатовки Волновахского р-на Донецкой обл. (Лазаренко, 1928). Местонахождения сильно нарушены. Вид нами не обнаружен.

11. *Bartramia ithyphylla*. Местонахождение вида, указанное А. С. Лазаренко (1955), в Запорожской обл. не сохранилось. Попытки повторных поисков мха не увенчались успехом. Можно считать, что вид в степной зоне исчез.

12. *Fontinalis antipyretica*. Редкий гидрофитный мох был отмечен в текучей воде трижды — у с. Дибровки Бобринецкого р-на Кировоградской обл. (Сапегин, 1910), в Провальской степи в Свердловском р-не Луганской обл. (сборы Пострыганя 1928 г.) и в окр. г. Оренбурга (Шелль, 1883). В связи с загрязнением воды, иссушением и другими нарушениями экологического режима водоемов вид исчез.

13. *Lescuraea incurvata* (=*L. atrovirens* (Brid.) Kindb.). Вид указан А. А. Сапегиным (1909) для с. Скелеватки Херсонской губернии. Позже А. С. Лазаренко (1936) указывает на его произрастание в Днепропетровской обл., так как то же самое местонахождение относилось тогда к этой области. Г. Ф. Бачурина (1948) повторяет это указание: «Днепропетровская обл. На камнях (Лазаренко, 1936)», а также указывает, что вид еще известен из Херсонской обл. (очевидно, она имела в виду Херсонскую губернию); Лазаренко в 1955 г. повторяет указание — «Днепр. обл.». Однако Н. В. Гаевая (1972) считает, что вид для

Днепропетровской обл. приводился ошибочно. По нашему мнению, речь идет об одной и той же находке, а именно о находке А. А. Сапегина (1909). По современному административному делению с. Скелеватка относится к Долинскому р-ну Кировоградской обл., граничащему с Днепропетровской. В гербариях образец не сохранился. За более чем 80-летний период повторных сборов в степной зоне не сделано. По-видимому, вид следует считать исчезнувшим в этом регионе.

14. *Amblystegium tenax* (=*Hygroamblystegium irrigium* (=Hook. et Wils.) Loeske). Водный мох, произрастающий на камнях в воде. Известен из Донецкой обл. — с. Староласпа Тельмановского р-на (Лазаренко, 1929), с. Грабовое Шахтерского р-на (Бачурина, 1948). Длительное время собрать вид не удается. Очевидно, он исчез в связи с загрязнением водоемов.

15. *Rhynchostegiella tenella*. Находки этого редкого средиземноморского вида сделаны еще в 20-е годы Лазаренко (1929) на затененных известняках возле с. Раздольное (бывш. Каракуба и Каракубстрой) Старобешевского р-на Донецкой обл. Из-за большой антропогенной нагрузки местообитания вида сильно нарушены; вид, по-видимому, исчез.

Видов, относящихся ко 2-й категории редкости (редких как в степной зоне, так и за ее пределами), в степной зоне насчитывается 30. Ареалы многих из них сокращаются вследствие антропогенного прессинга, т. е. первичные (естественно-исторические) причины редкой встречаемости усиливаются или даже перекрываются действием антропогенного фактора. Многие виды имеют дизъюнктивные ареалы, в своем распространении часто связаны с наличием специфических субстратов и экологических ниш. На известняках произрастают *Tortula handelii, Aloina ambigua, Barbula revoluta, Didymodon sinuosus*; на обнажениях мелов — *Encalypta spathulata, Seligeria calcarea, S. pusilla, Anoectangium sendtneranum*, на почве в типчаково-ковыльных степях — *Riccia lamellosa, Tortula canescens, Pleurochaete squarrosa, Physcomitrium arenicola*; на почвах в пустынных полынно-дерновиннозлаковых степях — *Riccia canescens, Pterygoneurum kozlovii, Crossidium squamigerum, Entostodon hungaricus*. Ряд видов мохообразных связан с лесами; в сосновых лесах отмечены *Atrichum angustatum*, в березовых — *Dicranoweisia cirrata*, в осиновых — *Tortula papillosa*, в ольховых — *Aulacomnium androgynum, Plagiothecium latebricola*, в зарослях кустарников — *Rhynchostegium megapolitanum*. Некоторые произрастают на почве по берегам рек — *Riccia rhenana, R. gougetiana, Desmatodon heimii*, на поверхности воды отмечен *Ricciocarpus natans*, на камнях в воде — *Fessidens mildeanus*. На песках морских побережий островов встречается *Tortella inclinata*, в пещерах из кристаллических пород — *Schistostega pennata*, на старых каменных стенах — *Crossidium crassinerve*. Следует отметить, что ряд указанных видов отмечены в разных ценозах на различных субстратах.

Группа видов, относящаяся к 3-й категории редкости, наиболее многочисленная — 69 видов (см. таблицу). К ней относятся виды, редкие в степной зоне, но за ее пределами обычные или встречающиеся спорадически. Центры массового распространения большинства видов этой группы, как правило, находятся в более северных природных зонах. Распространение этих видов связано с их эколого-биологическими особенностями и с наличием специфических местообитаний.

Распределены они в разнообразных типах ценозов и экотопов. Обращает на себя внимание, что в степных ценозах мало редких видов данной группы. Так, на почве в типчаково-ковыльных степях встречаются только *Pottia davalliana, Acaulon muticum, Bryum violaceum, B. subapiculatum, B. rubens*. Последний — единственный вид, отмеченный и в пустынных полынно-дерновиннозлаковых степях. Больше видов связано с лесными ценозами. В дубравах произрастают *Tetraphis pellucida, Dicranella schreberana, Neckera pennata, Cirriphyllum piliferum*, в сосновых лесах — *Polytrichum strictum, Leucobryum glaucum, Callicladium haldanianum, Ptilium crista-castrensis, Hylocomium splendens*, Редкие и исчезающие виды мохообразных степной зоны

Виды	Категории редкости			Меры по охране		
	1-я	2-я	3-я	А	Б	В
Phaeoceros laevis (L.) Prosk.	—	—	+	—	—	+
Conocephalum conicum (L.) Underwud	—	—	+	—	—	+
Ricciocarpus natans (L.) Corda	—	+	—	+	—	—
Riccia cavernosa Hoffm.	—	—	+	—	+	—
R. frostii Aust.	—	—	+	—	+	—
R. rhenana Lerbeer	—	+	—	—	+	—
R. canescens Steph.	—	+	—	—	—	+
R. gougetiana Durie et Mont.	—	+	—	—	+	—
R. lamellosa Raddi	—	+	—	+	—	—
Pellia endiviifolia (Dicks.) Dum.	—	—	+	—	+	—
Lophozia excisa (Dicks.) Dum.	—	—	+	—	+	—
L. badensis (Gott.) Schiffn.	—	—	+	+	—	—
Lophocolea bidentata (L.) Dum.	—	—	+	—	—	+
Ptilidium pulcherrimum (G. Web.) Vainio	—	—	+	—	—	+
Sphagnum papillosum Lindb.	+	—	—	—	—	—
S. magellanicum Brid.	—	—	+	+	—	—
S. teres (Schimp.) Angstr.	—	—	+	+	—	—
S. warnstorfii Russ.	+	—	—	—	—	—
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	+	—	—	—	—	—
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	+	—	—	—	—	—
S. contortum K. F. Schultz	+	—	—	—	—	—
S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	+	—	—	—	—	—
S. balticum (Russ.) ex C. Jens.	—	—	+	+	—	—
Tetraphis pellucida Hedw.	—	—	+	—	+	—
Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	—	—	+	—	+	—
Polytrichum longisetum Sw. ex Brid.	—	—	+	—	+	—
P. formosum Hedw.	—	—	+	—	+	—
P. strictum Brid.	—	—	+	+	—	—
Atrichum tenellum (Röhl.) B. et S.	—	—	+	+	—	—
A. angustatum (Brid.) B. et S.	—	+	—	—	—	+
Fissidens mildeanus Schimp.	—	+	—	—	—	+
F. cristatus Wils. ex Mitt.	—	—	+	—	—	+
Leucobryum glaucum (Hedw.) Angstr.	—	—	+	—	—	+
Dicranoweisia cirrata (Hedw.) Lindb. ex Milde	—	+	—	+	—	—
Dicranella schreberana (Hedw.) Dix.	—	—	+	—	+	—
Pseudephemerum nitidum (Hedw.) Reim.	+	—	—	—	—	—
Encalypta spathulata C. Müll.	—	+	—	+	—	—
Tortula calcicolens W. Kramer	—	—	+	—	—	+
T. handelii Schiffn.	—	+	—	—	—	+
T. intermedia (Brid.) De Not	—	—	+	+	—	—
T. papillosa Wils.	—	+	—	+	—	—
T. mucronifolia Schwaegr.	—	—	+	+	—	—
T. canescens Mont.	—	+	—	—	—	+
Aloina ambigua (B. et S.) Limpr.	—	+	—	+	—	—
A. rigida (Hedw.) Limpr.	—	—	+	—	—	+
Pterygoneurum kozlovii Laz.	—	+	—	—	+	—
Crossidium crassinerve (De Not) Jur.	—	+	—	—	—	+
C. squamigerum (Viv.) Jur.	—	+	—	—	—	+
Desmatodon heimii (Hedw.) Mitt.	—	+	—	—	+	—
Pottia davalliana (Sur.) C. Jens.	—	—	+	—	—	+
Phascum curvicolle Hedw.	+	—	—	—	—	—
Acaulon muticum (Hedw.) C. Müll.	—	—	+	—	—	+
Barbula revoluta Brid.	—	+	—	—	—	+
B. hornschuchiana K. F. Schultz	—	—	+	—	—	+
Didymodon insulans (De Not) M. Hill	—	—	+	+	—	—

Таблица (*продолжение*)

Виды	Категории редкости			Меры по охране		
	1-я	2-я	3-я	А	Б	В
Didymodon sinuosus (Mitt.) Delogne	—	+	—	+	—	—
D. tophaceus (Brid.) Lisa	—	—	+	—	—	+
Eucladium verticillatum (Brid.) B., S. et G.	+	—	—	—	—	—
Anoectangium sendtneranum B., S. et G.	—	+	—	+	—	—
Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb.	—	+	—	—	—	+
Tortella inclinata (Hedw.) Limpr.	—	+	—	+	—	—
Seligeria calcarea (Hedw.) B., S. et G.	—	+	—	+	—	—
S. pusilla (Hedw.) B., S. et G.	—	+	—	+	—	—
Entostodon hungaricus (Boros) Loeske	—	+	—	+	—	—
Physcomitrium arenicola Laz.	—	+	—	+	—	—
Schistostega pennata (Hedw.) Web. et Mohr.	—	+	—	—	+	—
Pohlia annotina (Hedw.) Lindb.	—	—	+	+	—	—
Mniobryum delicatulum (Hedw.) Dix.	—	—	+	—	—	+
Bryum weigelii Spreng.	+	—	—	—	—	—
B. torquescens B. et S.	—	—	+	—	—	+
B. bicolor Dicks.	—	—	+	+	—	—
B. violaceum Crundw. et Nyh.	—	—	+	+	—	—
B. subapiculatum Hampe	—	—	+	+	—	—
B. rubens Mitt.	—	—	+	+	—	—
B. alpinum With.	—	—	+	+	—	—
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.	—	—	+	—	—	+
Mnium marginatum (With.) P. Beauv.	—	—	+	—	—	+
Aulacomnium androgynum (Hedw.) Schwaegr.	—	+	—	+	—	—
Bartramia ithyphylla Brid.	+	—	—	—	—	—
Orthotrichum lyellii Hook. et Tayl.	—	—	+	—	—	+
O. patens Bruch ex Brid.	—	—	+	+	—	—
O. diaphanum Brid.	—	—	+	+	—	—
Fontinalis antipyretica Hedw.	+	—	—	—	—	—
F. hypnoides Hartm.	—	—	+	+	—	—
Neckera pennata Hedw.	—	—	+	+	—	—
N. complanata (Hedw.) Hüb.	—	—	+	—	+	—
Lescuraea incurvata (Hedw.) Lawt.	+	—	—	—	—	—
Pterigynandrum filiforme Hedw.	—	—	+	+	—	—
Thuidium recognitum (Hedw.) Kindb.	—	—	+	+	—	—
T. philibertii Limpr.	—	—	+	+	—	—
Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst.	—	—	+	+	—	—
Amblystegium tenax (Hedw.) C. Jens.	+	—	—	—	—	—
A. saxatile Schimp.	—	—	+	+	—	—
Drepanocladus vernicosus (Mitt.) Warnst.	—	—	+	+	—	—
Isothecium alopecuroides (Dubois) Isov.	—	—	+	+	—	—
Homalothecium philippeanum (Spruce) B., S. et G.	—	—	+	—	—	+
Scorpiurium circinatum Brid. (Fleisch.) et Loeske	—	—	+	—	—	+
Cirriphyllum crassinervium (Tayl.) Loeske et Fleisch.	—	—	+	—	+	—
C. piliferum (Hedw.) Grout	—	—	+	+	—	—
Rhynchostegium murale (Hedw.) B., S. et G.	—	—	+	+	—	—
R. megapolitanum (Web. et Mohr) B., S. et G.	—	+	—	—	—	+
Rhynchostegiella tenella (Dicks.) Limpr.	+	—	—	—	—	—
Plagiothecium latebricola B., S. et G.	—	+	—	+	—	—

Таблица (*продолжение*)

Виды	Категории редкости			Меры по охране		
	1-я	2-я	3-я	А	Б	В
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.	—	—	+	+	—	—
Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats.	—	—	+	—	—	+
Isopterygium elegans (Brid.) Lindb.	—	—	+	—	+	—
Taxiphyllum wissgrillii (Garov.) Wijk et Marg.	—	—	+	+	—	—
Callicladium haldanianum (Grev.) Crum	—	—	+	+	—	—
Homomallium incurvatum (Brid.) Loeske	—	—	+	+	—	—
Hypnum vaucheri Lesq.	—	—	+	+	—	—
H. lindbergii Mitt.	—	—	+	+	—	—
Ptilium crista—castrensis (Hedw.) De Not	—	—	+	+	—	—
Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt.	—	—	+	—	—	+
Hylocomium splendens (Hedw.) B., S. et G.	—	—	+	—	—	+

Примечание. А — охраняются на заповедных территориях, Б — требуется организация охраны, В — контроль за состоянием популяций.

в ольховых — *Lophocolea bidentata, Orthotrichum patens*, в березовых — *Ptilidium pulcherrimum, Herzogiella seligeri*, в ивовых — *Neckera complanata*, в лиственных из разных пород — *Orthotrichum lyellii*. Некоторые виды отмечены и в хвойных, и в лиственных лесах (*Polytrichum formosum, Rhodobryum roseum, Pterigynandrum filiforme*).

С болотами связано произрастание *Sphagnum magellanicum, S. balticum, Polytrichum longisetum, Helodium blandowii, Drepanocladus vernicosus*, с лугами — *Phaeoceros laevis, Mniobryum delicatulum, Hypnum lindbergii*, с влажными берегами водоемов — *Riccia cavernosa, R. Frostii.*

Значительное количество редких и исчезающих видов приурочено к обнажениям горных пород. На известняках это — *Barbula hornschuchiana, Didymodon insulans, D. tophaceus, Bryum torquescens, Isothecium alopecuroides, Homalothecium philippeanum, Scorpiurium circinatum* на мелах и карбонатных почвах — *Pellia endiviifolia, Aloina rigida, Thuidium philibertii, T. recognitum*, на песчаниках — *Conocephalum conicum, Atrichum tenellum, Cirriphyllum crassinerve, Rhynchostegium murale, Taxiphyllum wisgrillii, Homomallium incurvatum*, на гранитах — *Plagiothecium cavifolium.* На влажной песчаной почве отмечены *Lophozia excisa, Amblystegium saxatile*, на песках с признаками засоления — *Bryum bicolor.* Такой вид, как *Tortula calcicolens*, встречается и на известняках и на песчаниках, *T. intermedia* — на известняках и на кристаллических породах, *Hypnum vaucheri* — на известняках и мелах и т. д. Входят в эту группу и редкие на равнине виды горной экологии — *Lophozia badensis, Fissidens cristatus, Tortula mucronifolia, Bryun alpinum, Mnium marginatum, Isopterygium elegans, Ctenidium molluscum.*

Таким образом, представители 3-й группы редкости встречаются в большинстве ценозов и экотопов степной зоны. Это является еще одним подтверждением, что все экотопы и ценозы степной зоны испытывают значительную антропогенную нагрузку.

Как же осуществляется охрана редких и исчезающих видов в степной зоне и какие меры необходимо предпринять для улучшения ее? Кроме тех 15 видов, которые мы считаем исчезнувшими, в степной зоне ныне обитают 99 редких и исчезающих видов. Большинство из них (50 видов: 3 печеночника, 3 сфагновых и 44 бриевых мхов) находятся в данный момент под охраной в заповедниках: Луганском, Украинском степном, Аскания-Нова, Черноморском, Хоперском, а также в заказниках — Дивногорье, Ореховое в Воронежской обл. (Хмелев, Попова, 1988), «Гора Опук» в Крымской (Бойко, Партика, 1990), «Горы Артема», «Грабовая балка», в Донецкой, в дендропарке «Веселые Боковеньки» в Кировоградской обл., а также в заказниках недавно организованных нами — «Ингулецкий лиман» в Херсонской, «Добрая Криница», «Яковлевский», «Ивано-Кепино» — в Николаевской обл.

Для 17 видов мохообразных (6 видов печеночников, 11 бриевых мхов) необходимо организовать охрану (см. таблицу). Наилучшим способом охраны мохообразных является организация комплексных ботанических, ботанико-зоологических заказников. Нами предложено организовать 7 таких заказников в ряде районов степной зоны, где будут охраняться 12 видов редких мохообразных. Для остальных 32 редких и исчезающих видов (см. таблицу) требуется только организация контроля за состоянием их популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бачурина Г. Ф. Листяні мохи південного сходу УРСР // Ботан. журн. АН УРСР. 1948. Т. 5, № 1. С. 35—54. — *Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М.* Флора мохів Української РСР. Вип. 1. Київ: Наукова думка, 1987. 180 с. — *Бойко М. Ф.* Редкие виды мохообразных Левобережного Полесья УССР // Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наукова думка, 1976. С. 42—47. — *Бойко М. Ф., Партика Л. Я.* Бріофлора присиваських степів // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 2. С. 13—17. — *Брадіс Е. М., Андрієнко Т. Л.* Рідкісні та зникаючі види болотних рослин в УРСР та необхідність їх охорони // Фізична географія та геоморфологія. 1973. № 10. С. 107—114. — *Гаевая Н. В.* Мохообразные Днепропетровской области: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Днепропетровск, 1972. 20 с. — *Еліашевич О. А.* Матеріали до флори р. Самари // Тр. сільгосп. ботаніки. Харків, 1927. Т. 1. Вип. 3. — *Зеров Д. К.* Флора печіночників і сфагнових мохів України. Київ: Наукова думка, 1964. 355 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная промышленность, 1984. 478 с. — *Лавренко Е. М.* Бореальная растительность Лиманской группы озер и болот в долине Среднего Донца // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 125—155. — *Лазаренко А. С.* Відомості про найцікавіших представників української бріофлори // Тр. фіз.-мат. відділу ВУАН. 1929. Т. 15. Вип. 1. С. 3—35. — *Лазаренко А. С.* Визначник листяних мохів УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1936. 298 с. — *Лазаренко А. С.* Определитель лиственных мхов Украины. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 466 с. — *Мельничук В. М.* Про охорону місцезростань деяких видів справжніх мохів у західних областях України // Охорона природи в західних областях України. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1966. С. 35—39. — *Мильков Ф. Н.* Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1977. 293 с. — *Савич Л. И.* Мох *Phascum curvicolum* Ehrb. в СССР // Ботан мат. Института споровых растений Гл. ботан. сада СССР. 1926. Т. 4. Вып. 3. С. 25—26. — *Сапегин А. А.* Материалы для бриофлоры Херсонской и Екатеринославской губерний // Изв. СПб ботан. сада. 1909. Т. 9. Вып. 1. С. 10—14. — *Сапегин А. А.* Материалы для флоры мхов Южной России // Изв. СПб ботан. сада. 1910. Т. 10. Вып. 5—6. С. 186—191. — *Сідельник М. А.* Бореальні елементи в флорі Чапельського острова (околиці Дніпропетровська) // Ботан. журн. АН УРСР. 1948. Т. 5, № 2. С. 61—63. — *Хмелев К. Ф., Попова Н. Н.* Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж: Изд-во Воронежского гос. ун-та, 1988. 168 с. — *Шелль Ю.* Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. 1883. Т. 12. Вып. 1. С. 1—93. — *Шляков Р. Н., Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1982. 227 с.

Государственный педагогический институт
Херсон

Получено 7 XII 1989

УДК 581.524:502.75(477.75) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

В. Н. Голубев

О ДВУХ РЕДКИХ СООБЩЕСТВАХ ТРАВЯНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНОГО КРЫМА

V. N. GOLUBEV. ON TWO RARE ASSOCIATIONS OF THE HERBACEOUS VEGETATION OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Изучению редких растительных сообществ уделяется еще недостаточное внимание. При оценке редкости того или иного синтаксона растительности (в любой системе классификации) следует принимать во внимание прежде всего ограниченность площади его распределения. Большое значение имеет и участие в составе сообществ этого синтаксона редких, эндемичных, реликтовых и других подобных видов, придающих ценозу особые качества уникальности, незаменяемой единственности (Голубев, 1983), особенно если редкие виды в сообществе образуют органические структурные элементы — ярусы, синузии, микроценозы. В современный период инвентаризации редких растительных сообществ неотъемлемой частью их исследования должно быть выявление полного видового состава высших сосудистых растений с указанием обилия для каждого вида.

Принимая во внимание эти предварительные соображения, в настоящем сообщении мы приводим геоботанические описания сообществ двух ассоциаций растительности крымской яйлы, в которых обнаружены новые для флоры Крыма виды, относимые к категории редких, нигде более не встречающихся в Крыму вне этих синтаксонов.

Первым из описанных является сообщество ассоциации райграсника лерхенфельдиевого (Arrhenatherum elatius[1] — Lerchenfeldia flexuosa+Briza australis+Leucanthemum vulgare+Poa angustifolia+Lathyrus pratensis— Trifolium ambiguum+Taraxacum officinale+Alchemilla tytthantha). В этой ассоциации найдены впервые для Крыма *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur subsp. *montana* (L.) Tzvel., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Festuca fallax* Thuill. (Голубев, Сазонов, 1990), из которых *Lerchenfeldia flexuosa* представлена в качестве ярусного содоминанта. Сообщество распространено по дну мелкой балки Ай-Петринской яйлы, ближе к северному ее краю, слева (к западу) от асфальтированной трассы Ялта—Бахчисарай и занимает площадь ок. 0.5 га.

Приводим видовой состав сообщества, разделенный на хозяйственно-ботанические группы, с указанием обилия растений по Браун-Бланке: злаки — *Agrostis tenuis* 1, *Alopecurus pratensis* 1, *Arrhenatherum elatius* 4, *Briza australis* 4, *Bromopsis inermis* 1, *B. riparia* 1, *Calamagrostis epigeios*+, *Dactylis glomerata* 1, *Deschampsia caespitosa* 2, *Elytrigia repens* 1, *Festuca callieri* 1, *F. fallax* 3—4, *F. pratensis*+, *Lerchenfeldia flexuosa* 4—5, *Phleum pratense*+, *Poa angustifolia* 3; осоки — *Carex hirta*+, *C. melanostachya*+, *C. michelii* 1, *C. tomentosa*+; бобовые — *Lathyrus pratensis* 3, *Medicago falcata*+, *Trifolium ambiguum* 3, *T. alpestre*+, *T. medium* 2, *Vicia tenuifolia*+; разнотравье — *Acachmena cuspidata*+, *Achillea setacea* 1, *Ajuga orientalis*+, *A. genevensis* 1, *Alchemilla tytthantha* 3, *Agrimonia eupatoria*+, *Antennaria dioica*+, *Barbarea arcuata*+, *Betonica officinalis* 3, *Bunias orientalis*+, *Bupleurum exaltatum* 1, *Centaurea fuscomarginata* 2, *C. jacea* 2, *Colchicum umbrosum*+, *Clinopodium vulgare*+, *Crocus speciosus* 1, *Dianthus capitatus*+, *Filipendula vulgaris* 1, *Fragaria viridis*+, *Galium mollugo* 2, *G. verum* 2, *Gentiana cruciata* 2, *Geranium sanguineum*+, *G. tauricum* 1, *Geum urbanum*+, *Helichrysum graveolens*+, *Hieracium bauhiniflorum* 3, *H. bifurcum*+, *H. pilosella*+, *Hypericum perforatum*+, *Laserpitium hispidum*+, *Leucanthemum vulgare* 4, *Linaria vulgaris*+, *Luzula campestris* 1, *Melandrium noctiflorum*+,

---

[1] Названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

Myosotis popovii+, *M. sparsiflora* 1, *Nepeta pannonica* 3, *Phlomis taurica*+, *Ph. tuberosa*+, *Pedicularis sibthorpii*+, *Plantago lanceolata* 1, *P. media* 1, *Potentilla depressa*+, *Primula vulgaris*+, *Ranunculus polyanthemos*+, *Rhinanthus vernalis* 1, *Rumex crispus*+, *Sanguisorba officinalis*+, *Stellaria graminea* 1, *Taraxacum officinale* 3, *Thlaspi praecox*+, *Veronica teucrium* 1, *Viola arvensis*+, *V. canina*+; полукустарнички — *Alyssum tortuosum*+, *Helianthemum grandiflorum* 1, *Veronica taurica*+. Отдельными экземплярами представлены древесно-кустарниковые виды: *Pyrus elaeagnifolia*+, *Rosa canina*+, *R. tschatyrdagi*+, *Salix caprea*+.

Второе сообщество относится к гераниево-коротконожковой (Brachypodium pinnatum + Geranium sanguineum) ассоциации. Оно распространено на полянах между кустарниковыми зарослями по западному привершинному склону сопки Мокроусова (выс. 1000 м над ур. м.), находящейся на правом берегу р. Большой Бурульчи, протекающей между Долгоруковской яйлой на западе, Тырке — на юге и Караби-яйлой — на востоке. Сопка сложена верхнеюрскими известняками, местами выходящими на поверхность в виде скалистых обнажений, плит. Занимаемая сообществом площадь равняется 0.2 га. В числе уникальных компонентов, более нигде в Крыму не встречающихся, следует упомянуть эндемичный кустарничек *Daphne taurica* и травянистый монокарпик *Isatis costata*. Кроме них в сообществе произрастают следующие виды: злаки — *Brachypodium pinnatum* 2, *Bromopsis niparia* 1, *Dactylis glomerata*+, *Elytrigia repens*+, *Festuca rupicola* 1, *Melica taurica* 1, *Phleum phleoides*+; осоки — *Carex michelii* 1; бобовые — *Coronilla varia* 1, *Trifolium alpestre* 1; разнотравье — *Allium rotundum* 1, *Agrimonia eupatoria*+, *Asphodeline taurica*+, *Asplenium trichomanes*++, *Bupleurum exaltatum*+, *Cirsium vulgare*++, *Clinopodium vulgare*+, *Dictamnus gymnostylis*+, *Delphinium fissum*+, *Dianthus capitatus* 1, *Euphorbia semivillosa*+, *E. agraria*+, *Fragaria viridis* 1, *Filipendula vulgaris* 1, *Galium mollugo* 1, *Geranium sanguineum* 2, *Hypericum linarioides*+, *H. perforatum* 1, *Isatis costata*+, *Inula ensifolia*+, *Linum nervosum* 1, *Melandrium album* +, *Melampyrum arvense* 1, *Origanum vulgare*+, *Physospermum cornubiense* 1, *Potentilla recta*+, *Poterium polygamum*+, *Primula vulgaris*+, *Pyrethrum corymbosum*+, *Polygala major*+, *Polygonatum latifolium*+, *P. odoratum*+, *Rumex euxinus*+, *Scabiosa columbaria* 1, *Sedum acre*+, *Silene commutata*+, *Thlaspi perfoliatum*++, *Verbascum orientale*++, *V. spectabile*+, *Viola alba*+, *Vincetoxicum laxum*+, *V. scandens*+; полукустарнички — *Cerastium biebersteinii* 1, *Helianthemum grandiflorum* 1, *Teucrium chamaedrys* 1, *Thymus callieri*+.

Из описания сообществ видно, что они слагаются различными эколого-ценотическими элементами: собственно высокогорно-яйлинскими, лугово-степными, луговыми, лесо-полянными и даже типично лесными видами. Полный видовой состав сообществ и обилие видов определяют эколого-ценотические условия существования новых редких растений крымской флоры. Чтобы надежно оградить их от вымирания и исчезновения, необходимо охранять весь природный комплекс в границах выделенных сообществ, т. е. в границах соответствующих экосистем. В то же время детальное геоботаническое описание редких ассоциаций позволит в будущем сопоставить эколого-фитоценотические характеристики найденных редких видов на яйле с таковыми тех же видов из других географических пунктов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. Редкие растительные сообщества и их охрана (общие принципы) // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1983. Вып. 127. С. 65—70. — *Голубев В. Н., Сазонов А. В.* Новые флористические находки в горном Крыму // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 8. С. 1174—1177. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 22 II 1990

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582 : 576.312(470.13)

© 1991 г.

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЮГО-ЗАПАДА КОМИ АССР

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME PLANT SPECIES FROM THE SOUTH-WEST OF THE KOMI ASSR

Asteraceae

Achillea millefolium L., **2n=36, 54.** Корткеросский р-н, 2 км к северо-востоку от с. Корткерос, левый берег р. Вычегды, 19 IX 1989, № At 88, Лавренко, Сердитов. **2n=36, 36+1B÷2B.** Корткеросский р-н, 7 км к западу от с. Корткерос, левый берег р. Вычегды, 19 IX 1989, № At 157, Лавренко, Сердитов. **2n=54, 54+1B÷3B.** Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 135, Лавренко, Сердитов, Кустышева. **2n=54.** Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Койты, 29 VIII 1989, № At 89, Лавренко, Кустышева. **2n=54.** Сыктывдинский р-н, правый берег р. Вычегды у д. Малая Слуда, 25 VIII 1989, № At 143, Лавренко, Сердитов, Кустышева.[1]

A. nobilis L., **2n=18.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 12 VII 1989, № At 162, Лавренко.

Ambrosia artemisiifolia L., **2n=36,** Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Койты, 29 VIII 1989, Лавренко, Кустышева.

Artemisia absinthium L., **2n=18.** Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 134, Лавренко, Сердитов, Кустышева; Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Койты, 29 VIII 1989, № At 154, Лавренко, Кустышева.

A. austriaca Jacq., **2n=32.** Сыктывдинский р-н, 3 км к северу от ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 140, Лавренко, Сердитов, Кустышева; Сыктывкар, пос. Эжва, 29 VIII 1989, № At 148, Лавренко, Кустышева.

A. campestris L., **2n=36.** Сыктывдинский р-н, 1 км к северу от ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 137, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

A. dracunculus L., **2n=54.** Сыктывкар, ж.-д. ст. Чов-Ю, 29 VIII 1989, № At 155, Лавренко, Кустышева.

A. glauca Pall. ex Willd., **2n=18.** Сыктывкар, пос. Эжва, 29 VIII 1989, № At 147, Лавренко, Кустышева.

A. sieversiana Willd., **2n=18.** Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Койты, 29 VIII 1989, № At 153, Лавренко, Кустышева.

Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb., **2n=18.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 22 VIII 1989, № At 132. Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Cichorium intybus L., **2n=18.** Сыктывкар, пос. Эжва, 29 VIII 1989, № At 149, Лавренко, Кустышева.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми научного центра УрО АН СССР в г. Сыктывкаре (SYCO).

Cirsium oleraceum (L.) Scop., **2n=34.** Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, 25 VIII 1988, № At 172, Лавренко, Сердитов.

Crepis tectorum L., **2n=8.** Сыктывдинский р-н, 1 км к северу от ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 139, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Grindelia squarrosa (Pursh) Dun., **2n=12.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 22 VIII 1989, № At 133, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Hieracium umbellatum L. aggr., **2n=18.** Сыктывдинский р-н, 3 км к северу от ж.-д. ст. Язель, берега р. Язель, 25 VIII 1989, № At 141, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Lactuca serriola L., **2n=18.** Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Койты, 29 VIII 1989, № At 151, Лавренко, Кустышева.

L. tatarica L., **2n=18.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 12 VII 1989, № At 159, Лавренко.

Leontodon autumnalis L., **2n=12.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 12 VII 1989, № At 163, Лавренко; Сыктывдинский р-н, 1 км к северу от ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 138, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Omalotheca sylvatica (L.) Sch. Bip. et F. Schultz, **2n=56.** Сыктывкар, 2 км к северу от ж.-д. вокзала, 12 VII 1989, № At 175, Лавренко.

Petasites frigidus (L.) Cass., **2n=60.** Корткеросский р-н, 4 км к западу-северо-западу от с. Корткерос, 19 IX 1989, № At 87, Лавренко, Сердитов.

Pilosella officinarum F. Schultz et Sch. Bip., **2n=54.** Сыктывкар, 2 км к северу от ж.-д. вокзала, 12 VII 1989, № At 83, Лавренко.

Saussurea amara (L.). DC., **2n=26, 26+1B±2B.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 22 VIII 1989, № At 131, Лавренко, Сердитов, Кустышева; Сыктывдинский р-н, ж.-д. ст. Язель, 25 VIII 1989, № At 136, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Senecio vulgaris L., **2n=40.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 12 VII 1989, № At 160, Лавренко.

Solidago virgaurea L., **2n=18.** Сыктывкар, 1 км к западу от ж.-д. вокзала, 22 VIII 1989, № At 174, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Sonchus arvensis L., **2n=36.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 12 VII 1989, № At 161, Лавренко.

S. oleraceus L., **2n=32.** Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 29 VIII 1989, № At 144. Лавренко, Кустышева.

Tanacetum vulgare L., **2n=18, 18+2B.** Сыктывдинский р-н, левый берег р. Вычегды, против д. Малая Слуда, 25 VIII 1989, № At 142, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Tripleurospermum subpolare Pobed., **2n=18.** Корткеросский р-н, 2 км к северо-западу от с. Корткерос, 19 IX 1989, № At 156, Лавренко, Сердитов.

Boraginaceae

Pulmonaria obscura Dumort., **2n=14.** Сыктывкар, 5 км к западу от ж.-д. вокзала, 22 VIII 1989, № Br 2, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Caprifoliaceae

Linnaea borealis L., **2n=32.** Сыктывкар, 4 км к западу от ж.-д. вокзала, 22 VIII 1989, № Cp 4, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Viburnum opulus L., **2n=18.** Сыктывкар, 5 км к западу от ж.-д. вокзала, 22 VIII 1989, № Cp 3, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Fabaceae

Trifolium pratense L., **2n=14.** Сыктывкар, 1 км к северу от ж.-д. вокзала, 12 VII 1989, № Fb 22, Лавренко.

T. repens L., **2n=32.** Сыктывкар, 1 км к северу от ж.-д. вокзала, 12 VII 1989, № Fb 23, Лавренко.

Ranunculaceae

Ranunculus gmelinii DC., **2n=32.** Корткеросский р-н, 4 км к северо-западу от с. Корткерос, 19 IX 1989, № Rn 293, Лавренко, Сердитов.

Scrophulariaceae

Veronica chamaedrys L., **2n=32.** Сыктывкар, 1 км к северу от ж.-д. вокзала, 12 VII 1989, № Sc 2, Лавренко.

Институт биологии Коми НЦ
УрО АН СССР
Сыктывкар

Получено 3 V 1990

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 561 : 551.7
© 1991 г.

А. Н. Криштофович и развитие отечественной палеофлористики и стратиграфии

Yu. V. TESLENKO. (*A. REVIEW*). A. N. KRISHTOFOVICH AND THE DEVELOPMENT OF PALAEOFLORISTICS AND STRATIGRAPHY IN THE USSR

Всесоюзное ботаническое общество опубликовало материалы первых мемориальных чтений, посвященных 100-летию со дня рождения выдающегося советского ботаника и палеоботаника, геолога и стратиграфа члена-корреспондента АН СССР и академика АН УССР, президента Всесоюзного палеонтологического общества Африкана Николаевича Криштофовича. Эти материалы, вышедшие в свет под названием «Вопросы палеофлористики и стратиграфии» (Л.: Наука, 1989. 104 с.), включают весьма разнохарактерные статьи. Их можно разделить на три группы. К первой следует отнести личные воспоминания А. Л. Тахтаджяна о А. Н. Криштофовиче и обзорные статьи о деятельности А. Н. Криштофовича как палеофлориста (С. Г. Жилин) и стратиграфа (Ф. А. Станиславская). Человеческое обаяние Африкана Николаевича, энциклопедические знания в области множества естественных наук и общечеловеческих культурных ценностей, независимость в суждениях и способность подниматься до высот крупных теоретических обобщений глобального плана выдвинули его, как это подчеркивается в статье А. Л. Тахтаджяна, в ряд крупнейших отечественных натуралистов: А. П. Карпинского, В. И. Вернадского, Л. С. Берга. Им разработаны концепции формирования растительного покрова и ботанико-географической зональности планеты в ее геологическом прошлом, путей развития на этом фоне флор различных возрастов в отдельных регионах. Все это принесло Африкану Николаевичу заслуженное признание как лидеру созданной и выпестованной им советской школы палеоботаников.

В книге подчеркиваются большие заслуги Африкана Николаевича в деле совершенствования теории стратиграфии, создания детальных региональных стратиграфических шкал и межрегиональных корреляций. Нельзя не отметить, что многие взгляды на методы расчленения разрезов осадочных пород на стратоны различных категорий в свое время воспринимались геологами с трудом. Ныне они постулированы «Стратиграфическим кодексом СССР» для обязательного исполнения на всей территории страны.

Следующая группа статей излагает материалы исследователей, развивающих идеи А. Н. Криштофовича в области выявления и объяснения процессов миграции древних растений и становления флор в различные отрезки геологического времени в отдельных регионах страны: палеозоя и эоцена Западной Камчатки (Л. Ю. Буданцев), юры и мела Евразии (В. А. Вахрамеев), маастрихта—неогена Зайсанской впадины (И. А. Ильинская), позднего мела Северного Приохотья (В. А. Самылина). В составе этой же группы следует рассматривать и статью С. Г. Жилина о методах стратиграфической палеофлористики. В первых трех упомянутых статьях на основе современных данных о систематическом составе, стратиграфической и фациальной приуроченности конкретных флор ярко продемонстрировано ведущее положение по отношению к истории развития древних флор в первую очередь фактора изменений климатических условий. Еще раз подтверждается классическая формула Африкана Николаевича: «Растительность следует за блуждающей веками средой».

Одной из сложных практических задач геологии осадочных образований является корреляция по остаткам древних организмов континентальных и морских отложений. Здесь наиболее весомы палеоботанические материалы, в частности результаты палинологических исследований коррелируемых пород. В статье Жилина рассмотрены новые возможности проведения таких корреляций с помощью установления эталонных палеофлор (эталонных фитосинолонов) в зонах выклинивания и переслаивания морских и континентальных толщ. Кроме того, Жилин подробно рассматривает проблему гомотаксальности древних флор, обсуждению которой А. Н. Криштофович также посвящал свое внимание.

Третья группа статей содержит материалы, относящиеся к отдельным вопросам систематики древних растений. Большое значение А. Н. Криштофович придавал разработке систематики — основы всех последующих филогенетических, палеоэкологических и палеофитогеографических построений.

Его труды и обобщения в этой области создали фундамент, на котором развилась отечественная палеоботаника. Проблемы систематики ископаемых растений и ныне являются одним из ведущих направлений в палеоботанических исследованиях, в котором ученики и последователи Африкана Николаевича сделали немало интересных открытий и наблюдений. И рецензируемая книга не представляет исключения, отражая общие направления палеоботанических исследований, заложенные А. Н. Криштофовичем. В уже перечисленных статьях второй группы, наряду с обобщающими материалами, опубликованы описания новых таксонов: из верхнего эоцена, нижнего и верхнего олигоцена Зайсанской впадины (И. А. Ильинская), позднего мела Северного Приохотья (В. А. Самылина). К третьей же группе статей относятся работы, полностью посвященные некоторым аспектам систематики древних растений: рода *Pleuromeia* Corda (Н. С. Снигиревская) и древесин раннемеловых хвойных из Кировской обл. (И. А. Шилкина). При рассмотрении довольно запутанного вопроса о систематике всего сем. *Pleuromeiaceae* Снигиревская расширяет его объем, предлагает новый видовой состав рода *Pleuromeia* и формулирует новый дополненный диагноз последнего. Шилкина описывает четыре новых вида древесины валанжинских хвойных, которые благодаря приуроченности к осадкам с датирующей их морской фауной могут иметь значение эталонных.

В целом рецензируемая книга, выполненная ведущими палеоботаниками страны, характеризует состояние и направленность палеоботанических работ, начало которым было положено деятельностью А. Н. Криштофовича. Ее материалы позволяют по достоинству оценить роль этого выдающегося ученого в создании и развитии советской палеоботанической школы и те пути, по которым ведут свои исследования его ученики и продолжатели. Книга хорошо и полно иллюстрирована, в частности шестью палеонтологическими таблицами достаточно высокого качества.

К сожалению, в ней отсутствуют сведения о новых достижениях отечественных палеоботаников в изучении флор палеозоя, к исследованию которых А. Н. Криштофович приложил немало сил и таланта. Поскольку проблемы становления и развития палеозойских флор успешно разрабатываются во многих научных учреждениях страны, в том числе и в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, желательно в последующих мемориальных чтениях памяти А. Н. Криштофовича не обойти и этот важнейший аспект палеоботанических исследований в СССР.

Как свидетельствует рецензируемая книга, заслушанные на чтениях доклады и опубликованные материалы имеют большое значение для подготовки и воспитания молодого поколения советских палеоботаников и фитостратиграфов. Поэтому нужно всячески приветствовать постановление Президиума Всесоюзного ботанического общества о намерении регулярно (один раз в три года) проводить «Криштофовические чтения» с изданием их трудов. Удачный опыт организации первых чтений и издание рецензируемой книги, обязанные в первую очередь энергии и инициативе председателя секции палеоботаники ВБО Н. С. Снигиревской, являются залогом успеха этого значительного научного начинания.

Ю. В. Тесленко.

Институт геологических наук АН УССР
Киев

Получено 18 IV 1990

УДК 581.55

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

Helmut Schmidt-Vogt. Die Fichte. Band 2/2. Krankheiten. Schäden. Fichtensterben. Unten Mitarbeit T. Keller, D. Klimetzek, S. Schönhar, M. Tesche, J.-P. Vite. 1989. Hamburg; Berlin: Paul Parey. 607 S. — (Хельмут Шмидт-Фогт. Ель.Т. 2/2. Болезни. Повреждения. Отмирание ели. В соавторстве с Т. Келлер и др. 1989. 607 с.)

Yu. I. MANYKO. *HELMUT SCHMIDT-VOGT*. THE SPRUCE. VOL. 2/2. 1989.

Продолжается издание уникальной монографии «Ель», подготовленной почетным профессором университета г. Фрайбурга (ФРГ) H. Schmidt-Vogt. Первый том монографии был кратко рассмотрен в журнале «Лесоведение» (Уткин, 1978); первому тому и первой книге второго тома был посвящен краткий обзор в «Ботаническом журнале» (Дыренков, Манько, 1987). В связи с этим мы рассмотрим вторую книгу второго тома, вышедшую из печати в 1989 г.

Книга открывается предисловием проф. H. Schmidt-Vogt и состоит из двух крупных разделов: 1) болезни ели и повреждения в еловом лесу, 2) отмирание ели. В первом разделе рассмотрены грибы как возбудители заболеваний, животные-вредители, повреждения от ветра и бури, снега, льда и града, от засухи и жары, молний, от рассыпания соли, морозные повреждения. Среди грибов — возбудителей болезней и повреждений названы и охарактеризованы виды, поражающие семена, проростки и молодые растения, а также вызывающие болезни почек, хвои и побегов, коры, корней, стволовые гнили. Описаны также повреждения древесины на складках дереворазрушающими грибами и синевой; приведены сведения о микоризе.

В подразделе, посвященном животным, рассмотрены вредители шишек и семян, почек и побегов, хвои, коры и свежей древесины; отдельно охарактеризованы вредители культурных лесных насаждений, повреждения ели дикими животными. Наряду с описанием наиболее распространенных видов в тексте имеются сводные таблицы, содержащие перечень вредителей различных органов ели. Представляют интерес сведения об ущербе от шилкопряда монашенки и от типографа за период с 1845 по 1984 год в различных регионах Европы, а также данные о вспышках численности шелкопряда монашенки в Европе с 1880 по 1970 год.

В подразделе, где характеризуются повреждения от ветра и бури, кратко рассмотрены виды повреждений (облом ствола ниже кроны — Stammbruch; облом ствола у поверхности почвы — Stockbruch; ветровал: Wurzelbruch — вывал дерева с частью корневой системы, Wurf — со всей корневой системой) и факторы определяющие их размер (рельеф, высота над уровнем моря, особенности местообитания, почвы, расположение деревьев). Приведены сведения о наиболее крупных и катастрофических ветровалах в еловых лесах Европы.

В следующем подразделе дан обзор крупнейших повреждений лесов в Европе снегом и льдом, а также охарактеризованы метеорологические условия, при которых проявляется повреждающее влияние этих факторов. Здесь же рассмотрены снеговая и ледовая нагрузки на деревья ели и еловые насаждения и их последствия в зависимости от различных факторов (высота снега, положение в рельефе, экспозиция, расположение деревьев, а также особенности насаждений: происхождение, тип и строение, высота и возраст). Показано, что с увеличением возраста и снижением числа стволов возрастает снеговая нагрузка на отдельные деревья от 150 кг в 30 лет до 670 кг в 80; в то же время с возрастом снижается эта нагрузка на 1 м ^{2} поверхности кроны (табл. 27, 28). Кратко рассмотрено влияние града.

В небольшом подразделе охарактеризованы морозные повреждения: их вид и объем, годичный ход устойчивости к холоду хвои и молодых побегов, устойчивость к низким зимним температурам, к поздним и ранним заморозкам, влияние морозной засухи, комплексное воздействие загрязнения воздуха и мороза, морозное повреждение стволов. В заключении делается вывод, что устойчивость к зимнему морозу зависит от происхождения растений. Верхушечные почки ели шварцвальдского происхождения переносят температуру до —35 °С, а хвоя и ветви — до —70 °С. Устойчивость к поздним заморозкам зависит от времени распускания растений, а к ранним заморозкам — от времени окончания вегетации и одревеснения побегов. Морозная засуха определяет верхние пределы, а также северную границу естественного и искусственного распространения ели. В районах иммиссионного загрязнения ель сильнее повреждается морозом.

Отдельный раздел посвящен засухе и жаре. Освещены виды и размеры повреждений засухой, охарактеризовано усыхание пихтово-еловых лесов на советском Дальнем Востоке, рассмотрены состояние высыхания и способность переносить засуху, а также водный потенциал, устьичная регуляция, фотосинтез и развитие корней при засухе, верхний температурный предел устойчивости, ожог коры, трещины от жары. Сделано заключение, что в Средней Европе сухие периоды повторяются через 4—5 лет, а суровые засухи можно ожидать в среднем через 10—11 лет. Засушливые периоды приводят к снижению прироста, а суровые засухи сопровождаются отмиранием растений. Потеря тургора ветвями ели лежит между —1.6—2.6 МПа; граница летальных температур для ели составляет 54 °С.

Первый подраздел завершается сведениями о повреждении деревьев молнией, а также солью, применяемой в зимнее время на автодорогах. Ель относится к очень чувствительным древесным породам, отрицательно реагирующим на солевое загрязнение.

Во втором разделе этого тома рассмотрена проблема отмирания ели (Fichtensterben), к которой в последнее десятилетие привлечено внимание общественности Европы и которой посвящены многочисленные публикации не только в специальной литературе. Так, во вводной части этого раздела указано, что в четырехтомной библиографии «Иммиссии и повреждения леса», подготовленной в Гамбурге, приведено 2700 публикаций за период с января 1980 г. до конца 1985 г. А в банке данных по теме «Повреждения леса» Лесной опытной станции г. Триппштадт (земля Рейнланд—Пфальц) содержится около 6300 работ, опубликованных с начала века.

Далее рассмотрено использование термина «отмирание ели» в лесоводственной литературе. Описание сегодняшней ситуации содержит характеристику общей картины повреждения лесов, а также методы учета и анализа поражений.

Общая картина повреждения рассмотрена в двух аспектах: потеря хвои — осветление кроны; изменение цвета хвои в различных местообитаниях. Охарактеризована продолжительность жизни хвои и количество охвоенных годичных побегов в различных условиях. Описаны различные стадии и симптомы повреждения ели (опадение хвои, «ламетта-симптом», образование замещающих побегов, осветление кроны, повреждение кроны). Очень ценны сведения об инвентаризации поврежденных лесов в ряде стран Европы (Бельгия, Дания, ФРГ, Франция, Италия, Люксембург, Нидерланды, Испания, Великобритания), сведенные в таблицу 35, где приведены количество обследованных деревьев, способы инвентаризации, отбора пробных деревьев, классификация деревьев в зависимости от потери хвои, а также от изменения ее цвета. В большинстве стран (кроме Дании, Испании и Великобритании) используют координатную сетку для организации наблюдений за повреждением лесов; размеры сетки неодинаковы — от 0.5×1 км до 4×4 км и даже 1×16 км. Наибольшие успехи в инвентаризации поврежденных лесов достигнуты в ФРГ (ведется мониторинг всей площади лесов, обследовано более 200 тыс. деревьев). Показана динамика повреждения ели, сосны, пихты, бука и дуба в ФРГ с 1983 по 1987 год. К 1987 г. было в разной степени повреждено: ели — 48.9, сосны — 49.6, пихты — 79 % от общей площади, занимаемой этими породами; наибольшую долю повреждения ель имела в 1984—1986 гг., пихта — в 1984—1985 гг.

Специальный подраздел посвящен повреждающим лес веществам, переносимым по воздуху (SO_2, SO_3, HF, HCl, NO, CO, H_2S, NH_3, O_3, C_2H_4 и др.). Привлекает внимание схема, на которой показано годичное поступление серы на территорию ФРГ, составляющее 762 тыс. т, из ФРГ в соседние государства поступает 637 тыс. т серы.

В следующем подразделе изложен ретроспективный взгляд на дымовые повреждения леса (размер повреждений, лесоводственные проблемы в областях воздушного загрязнения, биотические и абиотические последствия загрязнения, предупреждающие шаги по снижению ущерба).

Надземное действие повреждающих воздушных веществ на деревья рассмотрено в специальном подразделе, где отражены новые результаты исследований. Охарактеризованы анатомические повреждения (поверхностное и внутреннее строение хвои, древесина), физиологические (газообмен, транспирация и устьичная регуляция, плазматические изменения, фильтрация и содержание элементов питания, повреждающих элементов) и биохимические повреждения (энзимы, гормоны и летучие субстанции, углеводы и обмен веществ, органические кислоты, пигменты); рассмотрены также экологические воздействия.

Отдельный подраздел посвящен воздействию повреждающих веществ на почвенные процессы, почвенные организмы и растительность, на корни. В нем освещено влияние поступающих веществ на качество почвы (увеличение кислотности, изменения в катионном обмене и обмене элементами питания, изменения гумуса), обращено внимание на накопление металлов-токсикантов и влияние их и кислотности на развитие мелких корней. Особый интерес представляет подраздел, где рассматриваются границы концентрации повреждающих лес иммиссий; приведены данные различных авторов, а также материалы Международного союза лесных опытных станций по допустимым концентрациям SO_2, NO_2, O_3 и других токсичных веществ и соединений. В ФРГ в качестве границы концентраций иммиссий принято среднегодовое содержание SO_2 — 140 мкг, NO_2 — 80 мкг, CO — 10 мг на 1 м^3 воздуха; доза непродолжительного загрязнения SO_2 установлена в 400 мкг, NO_2 — в 200 мкг, а CO — 30 мг на 1 м^3. По устойчивости к загрязнению *Picea abies* значительно уступает *P. pungens* f. *glauca* и *P. engelmannii*; она отмирает в районах хронического загрязнения воздуха SO_2, тогда как в аналогичных условиях последние 2 вида ели имеют едва заметные повреждения.

Большой подраздел, посвященный стрессу, начинается с концепции, согласно которой под воздействием стресса растительная система проходит несколько фаз; в зависимости от особенностей системы и стрессовых нагрузок система может повысить свою устойчивость, но может испытывать утомление, которое приводит к ее разрушению. Рассмотрены: стрессоры (водный, температурный, радиационный, иммиссионный) и их воздействие, комплексная стрессовая ситуация, цели и задачи, а также стратегия исследований стресса, индикация стрессовых ситуаций на различных уровнях организации биологических систем, прирост и количество древесины в повреждаемых насаждениях ели.

Охарактеризованы возможные причины и гипотезы отмирания леса; в их числе воздушные повреждающие вещества (SO_2, азот, фтор, HCl, хлоругольная и трихлоруксусная кислоты, фотооксиданты — озон, кислоты и металлы-токсиканты), погода, климат, снабжение элементами питания, грибы, вирусы, микоплазмы, рекеттсии, радиоактивные иммиссии, электромагнитные волны, извержения вулканов, комплексное воздействие различных факторов.

В написании второй книги второго тома, кроме H. Schmidt-Vogt, участвовали S. Schönhar (грибы как возбудители болезней), D. Klimetzek и J.-P. Vité (животные-вредители), T. Keller («новые исследования» в разделе «отмирание ели»), M. Tesche (стресс окружающей среды).

Литература в этой книге (как и в предшествующих) приведена по основным разделам, что ускоряет поиск нужных источников в весьма обширном списке (около 3700 названий). Книга иллюстрирована 255 рисунками, содержит 73 таблицы, имеет предметный указатель. Она, как и предшествующие 2 тома, отлично оформлена.

В 1990 г. должна выйти из печати последняя, третья, книга второго тома (лесоводство, экосистемы, девственный лес, хозяйственный лес, питание, удобрения), которой завершится это энциклопедическое, не имеющее аналогов в мировой лесоводственной литературе монографическое описание ели. По случаю окончания работы над монографией «Ель» в университете г. Фрайбурга в октябре 1989 г. состоялся международный симпозиум, проходивший в торжественной обстановке. Симпозиум открылся замечательным докладом (так оценила доклад пресса) H. Schmidt-Vogt о ели — «хлебном дереве» европейского лесоводства. Затем на симпозиуме были заслушаны доклады о региональных аспектах елового хозяйства, об экофизиологии и лесоводстве ели, о повреждениях этой породы, инвентаризации лесов, о создании информационной системы и по ряду других проблем.

На симпозиуме в торжественной обстановке проф. H. Schmidt-Vogt была вручена почетная медаль ИЮФРО, знаменующая признание вклада этого ученого в мировое лесоводство.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дыренков С. А., Манько Ю. И. Хельмут Шмидт-Фогт. Ель. Т. 1. 1977; Т. 2/1. 1986 // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 9. С. 1279—1283. — *Уткин А. И.* Рец. на кн.: Г. Шмидт-Фогт. Ель. Руководство в 2-х томах // Лесоведение. 1978. № 5. С. 93—94.

Ю. И. Манько.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР
Владивосток

Получено 26 IV 1990

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с. Т. 1000 экз. Ц. 70 к.

B. M. MIRKIN. *ZLOBIN Yu. A.* THE PRINCIPLES AND METHODS OF PLANT COENOPOPULATION INVESTIGATION. 1989

В современной популяционной биологии можно говорить по крайней мере о трех направлениях. Первое направление развивает представления Т. А. Работнова (1950)[1] о возрастных спектрах популяций как об отражении их ценотического и сукцессионного статуса в сообществе, второе — взгляды J. Harper (1977) о роли биологических особенностей видов и абиотических и биотических факторов для формирования плотности популяций. Третье направление представляет автор рецензируемой монографии Ю. А. Злобин. Суть его подходов заключается в анализе положения особей и популяций в многомерном признаковом пространстве и оценка на этой основе состояния особей в популяции и популяций в сообществе.

Взгляды Злобина хорошо известны по многочисленным публикациям в журналах, тем не менее обобщенные в монографии они воспринимаются как нечто качественно новое. Книга выпущена как учебно-методическое пособие, однако по содержанию и структуре это монография академического плана, хотя, конечно, ею могут пользоваться студенты-старшекурсники и аспиранты, как и любой другой аналогичной книгой.

В книге 12 глав и краткое введение, формулирующее задачи популяционных исследований и разделы учения о популяциях.

Глава 1 «Ценопопуляция как природная целостность» продолжает обсуждение наиболее общих вопросов, ее кульминацией является таблица «Сопоставительная характеристика растительных и животных организмов». Популяции сопоставлены по 6 параметрам (границы особей, характер их роста, вариации размера взрослой особи, факторы поддержания стабильности плотности, степень равномерности влияния этих факторов на особи, способы преодоления стресса). Таблица, несмотря на достаточную очевидность сформулированных различий, является новой для нашей литературы о популяциях, где чаще всего совершенно независимо рассматриваются либо только популяции животных, либо только популяции растений. Рассматривая популяции как системы, обладающие эмергентностью (т. е. некой «популяционной энтелехией», отличающей свойства популяций от суммы свойств входящих в их состав особей), Злобин говорит о возможности характеристики этих систем тремя типами спектров — форм генетического полиморфизма, возрастного состояния и виталитета.

Эмергентность популяций проявляется в различиях способа достижения максимальной продуктивности у особи и популяции. В первом случае продуктивные особи должны быть наиболее крупными, во втором — с единицы площади может быть получен наибольший урожай как раз при дифференцированных по размеру растениях, что позволяет более полно использовать условия среды. Со всем этим трудно не согласиться, однако попытка рассмотреть возрастные, половые (у двудомных растений) и виталитетные (т. е. по уровню процветания) группы как подсистемы вызывает возражение. Эти части популяции неавтономны и взаимодействие внутри них в большинстве случаев (исключая, скажем, популяции деревьев, где возникают структурно разграниченные подсистемы разновозрастных растений — возобновление, подрост, древостой) не сильнее, чем между особями разных групп. Кроме того, в естественных сообществах и сами внутрипопуляционные отношения могут буквально тонуть в диффузной конкуренции, формируемой особями разных популяций, хотя система в этом случае поддерживается за счет генофонда и цикла возобновления.

---

[1] Цитированные автором работы в библиографию к рецензии не включены.

В главе 2 «Экотоп и ценотические популяции» обсуждаются вопросы ауто- и синэкологии (понятия пертиненция Г. И. Высоцкого, экоида G. Negri, фитогенного поля А. А. Уранова, фундаментальной и реализованной экологической ниши G. Hutchinson). Четко формулируется представление о «признакоспецифичности», что очень важно для понимания в дальнейшем всего подхода Злобина, когда для оценки реагирования популяции на тот или иной фактор и для общей оценки виталитета избирается ключевой признак или признаки, скоррелированные с этими оценками. В заключение главы Злобин вслед за И. А. Шиловым (1985) рассматривает два типа реагирования на стресс — за счет собственно толерантности (сохранения метаболизма) и за счет пластичности, когда тип метаболизма активно подстраивается под возникающую стрессовую ситуацию.

Глава 3 «Особи растений — элементы ценопопуляций» включает обширный материал для выявления «признакового пространства» — таблицы, в которых приводятся 21 морфометрический, 14 аллометрических (выражающих отношение морфометрических признаков) и 8 динамических метрических признаков (характеризующих скорость роста, формирование поверхности листьев, продолжительность существования листьев и т. д.). Приведена удобная индексация признаков и формулы расчета аллометрических и динамических показателей. Кроме того, в главу вошла наглядная таблица — ключ оптимизации использования методов математической статистики для решения основных задач популяционных исследований (оценка статуса особи, изменчивость морфометрических параметров, морфологическая целостность особи, взаимосвязь морфогенетических параметров, структура и динамика ценопопуляций, межпопуляционные отношения). Среди рекомендованных методов — дисперсионный и факторный анализы, корреляционные отношения, логистические уравнения, метрическая модель Лесли и др. Таким образом, подход Злобина характеризуется не только очень полным выявлением возможных осей признакового пространства, но и корректностью математического обеспечения анализа этого пространства и положения в нем особей и ценопопуляций.

В главе 4 «Изменчивость и пластичность особей растений» наиболее информативным показателем для оценки изменчивости признаков Злобин считает индекс дивергенции А. А. Любищева. Предлагается оценка пластичности видов по изменению признаков особей на экологических и ценотических градиентах, причем вновь подчеркивается признакоспецифичность видов по их отношению к факторам среды или ценотического давления. От пластичности Злобин переходит к стратегиям защиты (изменения морфоструктур адаптивного характера) и онтогенетическим тактикам. Последнее является весьма важным элементом подхода Злобина, который предлагает различать четыре варианта тактики (изменения вариации разных признаков или особей в целом) при онтогенезе популяции: стабилизацию, конвергенцию, дивергенцию и неопределенные изменения. При этом, что очень важно, подчеркивается, что у одного и того же вида могут быть разными тактики в различных экологических условиях.

Глава 5 «Морфологическая целостность особей растений» названа не вполне удачно, так как наряду с оценкой собственно целостности, т. е. скоррелированности изменения признаков, в этой главе Злобин описывает и методы выявления ключевых признаков (т. е. наиболее важных для оценки связи особей с градиентами влияющих на них факторов), и оценки структуры связей между признаками с использованием факторного анализа и метода корреляционных плеяд. В высшей степени интересен вывод о понижении уровня морфологической целостности растений, т. е. «раскоррелировании» признаков в условиях нарастания стресса, что иллюстрируется оценками взаимообусловленности признаков у люцерны при нормальном и загущенном посеве.

Главы 6 «Жизнеспособность особей растений» и 7 «Виталитетная структура ценопопуляций» вводят читателя в методику оценки жизненного состояния отдельных особей и всей ценопопуляции как целого. Злобин предлагает заменить неопределенное понятие жизненного состояния термином виталитет, который оценивается по ключевым морфометрическим признакам (для разных видов эти признаки могут быть различными). Термин виталитет, безусловно, более благозвучен и этимологически удачней (кроме того, использование латинского корня облегчает и его международное хождение), тем не менее рецензент полагает, что все же он является синонимом по отношению к жизненности. Жизненность фитоценолог оценивает (хотя и чисто интуитивно) для разных видов по разным критериям: в одном случае — по размеру особей, в другом — по их жизненному циклу (цветет или не цветет) и т. д.

Факторный анализ (в вариантах R и Q) применяется автором для целей разбиения особей на классы виталитета очень умело и неформально. Вызывает лишь возражение положение Е. Л. Любарского (воспринятое и Ю. А. Злобиным) о функциональных различиях особей разного виталитета (процветающие отвечают за размножение, умеренные — за продукцию фитомассы, слабые составляют резерв). Думаю, что такое разделение функций никем не доказано и все же главное в этой дифференциации — наиболее полное использование ресурсов. При формировании группы особей с низким виталитетом за счет их пластичности формируется определенная патиентность. Таким образом, особи разного виталитета комплиментарны по потреблению ресурсов и формируют внутрипопуляционную дифференциацию ниш.

Базовые виталитетные спектры ценопопуляций, которые выводятся по соотношению групп особей разного уровня процветания (три типа — процветающие, равновесные и депрессивные), представляют большой интерес и их бесспорным достоинством является предложенная формула, позволяющая алгоритмизировать эту оценку. Однако рецензент полагает, что дальнейший анализ спектров популяций разного виталитета, когда процветание будет оцениваться, скажем, более общим фитоценотическим параметром, например, по тренду поведения вида в сукцессии или на экологическом градиенте, позволит дифференцировать эти базовые спектры. Разные виды могут, видимо, процветать по-разному: за счет большего или меньшего числа особей разного виталитета. Очень к месту Злобин цитирует слова С. С. Шварца (1980): «Динамика качества популяции — столь же характерное ее свойство, как и динамика численности».

В главе 8 «Возрастная структура ценопопуляций» Злобин критически оценивает возможности этого подхода, который ставит во главу угла анализа статуса популяций спектр возрастных состояний (при невозможности точно оценить возраст особей) и предлагает комплексно использовать анализ возрастных и виталитетных спектров. Он, в частности, пишет: «Возрастные спектры ценопопуляций не дают их единственно исчерпывающей характеристики: во-первых, сфера их разумного применения ограничена поликарпическими многолетними растениями; во-вторых, как отмечал еще Н. В. Тимофеев-Ресовский (1973 : 80), „возрастная структура популяций является весьма неустойчивой характеристикой популяции“; в-третьих, возрастные спектры ценопопуляций отражают в большей степени уже прошедший этап адаптированности состава популяции к среде обитания и в меньшей степени ценопопуляционную обстановку в момент исследования; в-четвертых, перестройка возрастной структуры популяций является следствием процессов, изменяющих жизнеспособность особей и виталитетный состав популяций» (с. 101). В этой же главе приводятся формы демографических таблиц и показ возможностей их применения для анализа состояния ценопопуляций.

Небольшая глава 9 «Генетическая и половая структура популяций» содержит интересный подбор данных о реальном вкладе генетического фактора в дифференциацию естественных популяций растений (в основном он все же подавляется фенотипическими влияниями среды) и о различиях выживаемости у мужских и женских особей у двудомных растений. Со ссылкой на В. Н. Сукачева (1953) Злобин приводит данные о большей устойчивости к загущению у женских особей конопли.

Глава 10 «Популяционное поле» также названа неудачно, правильнее было бы назвать ее «Плотность популяций и факторы ее обусловливающие». Злобин рассматривает понятие счетной единицы, показатели для характеристики популяции на единице площади, формы динамики этих показателей и популяционный закон 3/2, связывающий изменения плотности и веса особей, характер размещения особей по площади для видов, имеющих генеративное и вегетативное размножение. Тем не менее основное положение Harper о двух полярных типах регуляции плотности — зависимость от смертности и за счет пластичности — Злобин по непонятной причине не использовал. Видимо, в этой главе было бы и более уместным рассмотрение типов стратегий, которые охарактеризованы в главе 11 «Динамика ценопопуляций».

В главе 12 «Межпопуляционные отношения» подчеркивается превалирующая роль конкуренции как основного способа организации сообществ, который ведет к дифференциации ниш, и рассматриваются методы изучения ассоциированности видов. Автор убедителен в «реабилитации» статистического метода изучения отношений видов, который был предложен А. А. Урановым, исходившим из глубоких биологических посылок.

Книгу завершает краткое заключение, где резюмируются основные свойства ценопопуляций и показывается актуальность этого аспекта исследований для практики возделывания растений.

В порядке дискуссии завершу рецензию критическими замечаниями по общим вопросам, причем положения, которые вызывают возражения, сконцентрированы преимущественно в начале книги (во введении и главе 1).

Так, далеко небесспорна предлагаемая автором «экосистемная интеграция» по ряду «ценопопуляция—вид—биоценоз—биосфера». В этой последовательности вид стоит особняком и связывает ценопопуляции с категориями таксонов. Представления Злобина о том, что специфичность живой материи наиболее ярко проявляется на уровне видов, будто бы однозначно обладающих генетической изоляцией, упрощают реальную картину. В настоящее время используются по-преимуществу прагматические (таксономические) виды, лишь часть которых совпадает с биологическими как «самыми большими менделевскими популяциями». Противопоставление фенетики и морфологии популяций популяционной фитоценологии также вызывает сомнение, так как виды реализуют себя в фитоценозах именно за счет фенов (увы, далеко не всегда дискретных, как считает автор).

Автор утверждает, что «ценопопуляции повторяются при повторении фитоценотических условий». Это сомнительно, так как не повторяются ни сами условия (в соответствии с концепцией континуума каждый фитоценоз в той или иной мере индивидуален!) и тем более ценопопуляции, также формирующие свой континуум. Злобин пишет: «Фитоценоз — понятие как синтаксономическое, так и хорологическое. Ценопопуляции при синтаксономическом понимании ее объема будут охватывать все особи, находящиеся в пределах определенных синтаксонов растительного покрова» (с. 7). Рецензент полагает, что в этом высказывании проявилось формирование Ю. А. Злобина в рамках московской геоботанической школы (он ученик А. А. Уранова), где различались понятия «сообщество» и «участок ассоциации». Ныне фитоценоз (сообщество) рассматривается как конкретность, потому не имеет синтаксономической нагрузки, а как безранговая типологическая единица используется понятие «фитоценон». Как прагматическая категория ценопопуляция выделяется также условно, как и сам фитоценоз. Разумеется, можно изучать и все популяции вида во многих фитоценозах в пределах синтаксона определенного ранга (от фаций до единиц ранга выше ассоциации), но в этом случае задача должна быть сформулирована более четко.

Исходя из неверного понимания категорий «синтаксон», автор неверно определяет и ценопопуляции как «совокупности особей одного вида в пределах синтаксона» (правильнее в пределах фитоценоза).

Высказанные замечания ни в коей мере не снижают самого благоприятного впечатления от книги, которая, бесспорно, является крупным вкладом в изучение популяционной биологии растений.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 4 I 1990

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5(084.3)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 5

Atlas of Australian Resources. Third series. Vol. 6. Vegetation. Australian surveying and land information group, Department of administrative services. — Canberra, 1990. 64 p. (**Атлас ресурсов Австралии. Т. 6. Растительность.** Канберра, 1990. 64 с.)

E. A. VOLKOVA, I. T. FEDOROVA. (*A REVIEW*). ATLAS OF AUSTRALIAN RESOURCES. VOL. 6. CANBERRA, 1990. 64 p.

Вышла в свет новая работа австралийских ботанико-географов — 6 том Атласа ресурсов Австралии под названием «Растительность» с приложением из двух карт растительности М 1 : 5 000 000.

Атлас прекрасно иллюстрирован цветными фотографиями, демонстрирующими разнообразие австралийской растительности от влажных тропических лесов до пустынь (всего 100 фотографий). В нем имеется большое количество наглядных аналитических карт, диаграмм, таблиц, а также содержательная текстовая часть.

Большую ценность Атласа составляют две карты растительности австралийского континента М 1 : 5 000 000. Одна из них отражает изученность и состояние растительного покрова Австралии на 1980 г., вторая — восстанавливает растительность на 1780 г. (начало европейской колонизации). Анализ карт дает возможность проследить изменения в растительном покрове за период в 200 лет. Этой проблеме посвящен специальный раздел Атласа. Работу по составлению карт выполнил большой коллектив исследователей под руководством известных ботанико-географов J. Carnahan и F. Bullen. Пояснительный текст написали J. Carnahan и T. Deveson.

Большой интерес представляет первая глава Атласа, в которой рассматриваются вопросы классификации растительности Австралии, на основе которой построены и легенды к картам. Геоботаниками австралийской школы разработана и широко используется в последние десятилетия структурно-флористическая классификация. Из структурных признаков в ней учитываются, главным образом, размеры доминирующих видов и сомкнутость крон. Диаграмма, помещенная в этом разделе, демонстрирует использование числового и буквенного кодов для построения легенд к картам. Прописными буквами латинского алфавита показаны флористические коды: a — *Astrebla*, b — *Banksia*, c — *Casuarina* и т. д. Флористические коды типизированы чаще всего до родов, иногда до семейств доминирующих растений господствующего яруса.

Большая часть деревьев и кустарников Австралии относится к двум родам — *Eucalyptus* (e) и *Acacia* (w). Заглавными буквами обозначены коды форм роста: T — высокие деревья, M — средние деревья, L — низкие деревья, S — высокие кустарники и т. д. Коды сомкнутости крон даются только для верхнего яруса (всего 4 градации: 1 — меньше 10 %, 2 — 10—30 %, 3 — 30—70 %, 4 — выше

70 %). Так, например, если средняя высота деревьев сочетается с сомкнутостью крон 10—30 %, растительность классифицируется как редколесье (M2).

Классификационные построения по двухмерной таблице, содержащей 8 классов по формам роста и 4 класса сомкнутости крон, определяют основные структурные формы растительности Австралии. Они наглядно продемонстрированы в своеобразном иллюстрированном ключе. Каждой структурной форме соответствует свой рисунок, сопровождающийся характеристиками жизненных форм, сомкнутости крон и высоты доминантов.

Такой подход к классификации растительности на первый взгляд кажется формальным, хотя вполне может быть оправдан сложностью и оригинальностью растительности Австралии, где доминируют преимущественно виды двух родов — *Acacia* и *Eucalyptus* — в различных типах растительности (от влажных лесов до пустынь).

Вторая глава Атласа посвящена картированию растительности континента. Быстрое и успешное картирование растительности Австралии оказалось возможным благодаря широкому использованию в последние десятилетия спутниковой съемки. Для составления карты растительности Австралии М 1 : 5 000 000 было использовано 450 цветных изображений М 1 : 1 000 000 «Landsat». Фрагменты 8 из этих изображений воспроизведены в Атласе для показа разнообразия растительности континента и наглядного изложения методики выделения картируемых единиц на спектрозональных космических снимках. Дана детальная аннотация к контурам, выделенным на снимках. Описаны принципы генерализации растительных категорий при переходе от космического изображения к картам.

На второй карте естественной растительности отражена растительность, восстановленная к началу европейской колонизации (1788 г.). При ее создании использованы исторические сведения, карты, отражающие происхождение растительности, а также почвенные карты.

Следующие две главы, названные «Растения — эмблемы Австралии», посвящены основным ценообразующим растениям континента — эвкалипту и акации. Виды этих двух родов доминируют почти на $^3/_4$ территории Австралии. Перечислены все основные виды эвкалипта, доминирующие в различных типах растительности (от зарослей высоких кустарников до высокого влажного тропического леса). Многие из указанных видов встречаются в нескольких структурных формах, что характерно главным образом для открытых лесов и редколесий. На схематической карте представлено распространение 100 ценозообразующих видов эвкалипта, которые составляют около 20 % их общего числа на австралийском континенте.

По такой же схеме сделано описание доминирующих видов рода *Acacia* и приведена наглядная схематическая карта распространения этих видов, доминирующих в различных типах растительности.

Очередная глава «Разнообразие типов растительности» открывается 8 цветными фотографиями, демонстрирующими основные типы растительности Австралии: влажный тропический лес, сухой склерофильный лес, редколесье, маревую пустыню и др. На основе принятой классификации дается систематическое описание структурно-флористических типов растительности как естественных, так и вторичных. Описание сопровождается аналитическими картами (всего 39), показывающими исторические изменения ареалов каждого типа. Кроме этого, приводится карта мирового распространения дождевых лесов и показан ареал этого типа на австралийском континенте.

Атлас завершается характеристикой изменений растительного покрова за прошедшие два века в результате интенсивного использования земель. Определить масштабы изменений довольно трудно из-за недостатка сведений о коренной растительности, так как эксплуатация земель началась раньше ее ботанического изучения. Прямые воздействия на ландшафты, выражающиеся в превращении лесов в пастбища, очевидны и показаны на карте «Основные изменения растительности». Красочная диаграмма показывает площадные изменения основных типов растительности за последние 200 лет. При этом структурные формы объединяются в более крупные группы. Например, все леса (сомкнутые и разреженные, разной высоты) попадают в одну группу. Кроме того, диаграмма отражает степень уменьшения или увеличения площадей, занятых разными структурными типами под воздействием антропогенного пресса. Так, например, площадь под редколесьями на всем континенте возросла на 350 000 км^2. Диаграмма очень наглядна и весьма информативна.

На специальной карте показаны изменения в структуре растительного покрова. Наиболее крупные из них, выражающиеся в потере биомассы, произошли при трансформации лесов в травянистые ценозы. На карте отражены такие категории, как вырубленные леса и редколесья, разреженные леса, разреженные злаковники и др.

Далее подробно характеризуются изменения по основным типам растительности. Так, лесные территории в целом сократились на 40 %. Большая часть освобожденных от леса площадей используется для сельского хозяйства, так как эти земли по климату наиболее пригодны для этой цели. Например, низменные дождевые леса были уничтожены для посадок сахарного тростника. Большая часть лесов, уцелевших от вырубки, расположена в холмистых и низкогорных районах, половина из них используется для целей лесодобывающей и целлюлозно-бумажной промышленности. Кроме антропогенных факторов на изменение лесной растительности влияют и природные «стрессы»: иссушение, засоление, насекомые-вредители, грибковые заболевания и т. д.

Большие изменения со времен заселения Австралии европейцами претерпела и редколесная растительность, так как территории, занятые прежде редколесьями, были основными для возделывания пшеницы. Большая часть редколесий трансформирована в настоящее время в сельскохозяйственные ландшафты, где естественный растительный покров остался только в виде узких полос вдоль дорог. Лучше сохранились низкие редколесья, произрастающие в более сухих районах, но местами и они сильно деградировали в результате пастбищной нагрузки. Зато вдвое увеличились площади под наиболее открытыми редколесьями с покровом из туссоковых злаков. Это произошло из-за сведения лесов и более сомкнутых редколесий, а также за счет посадок афро-азиатского вида *Acacia nilotica* на безлесных равнинах, занятых злаковниками.

Претерпела изменения также и кустарниковая растительность. Особенно это коснулось зарослей высоких кустарников — малли и мульга. Площадь под ними сократилась за 200 лет на 35 %.

Небольшой раздел этой главы посвящен влиянию диких животных на растительность. На специальной карте «Домашний скот и кролики» показаны существующие в настоящее время пастбища и территории расселения кроликов. Заканчивается глава характеристикой так называемой новой растительности, возникшей под влиянием деятельности человека. Наиболее важные изменения в растительном покрове — появление вторичных туссоковых злаковников, пашен, а также искусственных пастбищ. Сеяные пастбища представляют собой новые структурные формы растительности. Они бывают многолетними и однолетними. Засеваются преимущественно видами бобовых и злаков. Сеяные пастбища составляют 5 % территории Австралии.

Площадь естественных туссоковых пастбищ достигла 9 % (возросла вдвое за 200 лет). При этом произошли существенные изменения в их составе — выпадение некоторых видов в результате пастьбы, внедрение новых. Так, к 146 родам австралийских злаков добавились 64 новых рода, главным образом из умеренных широт (*Vulpia, Hordeum, Triticum* и др.).

В заключительной части атласа говорится о негативных последствиях сведения естественной растительности для окружающей среды и о критическом состоянии растительных ресурсов страны. Подчеркивается, что восстановление лесов для Австралии в настоящее время более важная задача, чем увеличение выпуска сельскохозяйственной продукции. Австралийское правительство ставит задачу восстановления деградированных земель и растительных ресурсов в ближайшее десятилетие.

В целом рецензируемая работа представляет собой один из лучших мировых образцов тематического научно-популярного атласа. Он выполнен на высоком научном и техническом уровне как с точки зрения его содержания, так и прекрасного качества печати.

Новейшие сведения о современной и потенциальной растительности получили отражение в тексте и на прилагаемых картах, составленных с применением самых современных технических средств и разработанной австралийскими геоботаниками оригинальной классификации растительности.

Все материалы, а также методики работ представлены в наглядной, легко доступной форме благодаря многочисленным красочным фотографиям, фрагментам космических изображений, а также множеству иллюстрационных таблиц, диаграмм и картосхем. Все это делает атлас интересным не только с научной, познавательной, но и с эстетической точки зрения.

«Атлас ресурсов Австралии», выполненный по единому плану, состоящий из 6 томов, содержащих характеристику основных ресурсов целого континента, в настоящее время не имеет аналогов в мире.

Е. А. Волкова, И. Т. Федорова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 20 XI 1990

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3(477)
© 1991 г.

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО В 1989 ГОДУ

B. V. ZAVERUKHA, V. N. MINARCHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1989

На конец 1989 г. Украинское ботаническое общество (УБО) насчитывало 1616 членов, объединенных в 18 отделений и 15 групп во всех областях республики. Обзор о работе Общества составлен на основе отчетов, поступивших от этих подразделений.

За отчетный период украинские ботаники провели значительную научно-исследовательскую работу, о результатах которой докладывали на заседаниях секций, групп, отделений, международных, всесоюзных, республиканских и региональных конференциях, съездах, совещаниях. Большое внимание уделялось также подготовке научно-популярных лекций, статей, справочников, книг; пропаганде ботанических знаний по радио, телевидению; организации деятельности публичных факультетов, народных университетов, чтению научно-популярных лекций природоохранной тематики; проведению «круглых» столов», вечеров, совещаний, конференций; раработке научных рекомендаций по разным вопросам фитобиологии, проведению экологических экспертиз; активному участию в природоохранной работе; созданию заповедных территорий, изучению динамики популяций редких и исчезающих видов растений, созданию региональных аутфитосозоологических кадастров, организации мониторинга флоры своих регионов; изучению дикорастущих полезных растений и путей возобновления их ресурсов.

Традиционной, хорошо отработанной и вполне оправданной и действенной формой работы наших отделений и групп является проведение заседаний, на которых заслушиваются и обсуждаются научные доклады разной тематики. В течение прошлого года тринадцать отделений нашего Общества провели 92 заседания, на которых заслушано 168 докладов, из них в Донецком отделении организовано 16 заседаний, обсуждено 26 докладов, в Харьковском, соответственно, 9 и 27, Житомирском — 9 и 17, Ужгородском — 8 и 12, Днепропетровском — 9 и 11, Одесском — 7 и 14, Полтавском — 8 и 9. В остальных отделениях проведено по 4—6 заседаний, заслушано 4—7 докладов.

Одиннадцать групп Общества за прошедший год провели 70 заседаний, на которых заслушали и обсудили 81 доклад, из них: Сумская — 12 заседаний, 21 доклад; Тернопольская — 6 заседаний, 10 докладов; Мелитопольская — 5 заседаний, 11 докладов; Криворожская и Нежинская — по 9 заседаний и 9 докладов. В остальных группах проведено по 1—3 заседаниям.

Приведенные цифры нашей традиционной формы работы в целом сохраняются на уровне 1988 г.

Среди отделений УБО высокой оценки заслуживает деятельность ботаников Донецкого (председатель Е. Н. Кондратюк), Харьковского (Т. В. Догадина), Ивано-Франковского (П. А. Трыбун), Днепропетровского (А. П. Травлеев), Ужгородского (В. И. Комендар) и Львовского (К. А. Малиновский) отделений.

Особенного одобрения заслуживает активная деятельность членов УБО Донецкого отделения в организации и проведении ряда совещаний, конференций, семинаров, школ, на которых главное внимание сосредоточивалось на вопросах экологии, охраны природы и внедрения достижений ботанической науки в практику народного хозяйства. Здесь постоянно действует 10 школ «Знания о природе» и 15 факультетов университета «Природа», подготовлена телепрограмма «Экологические проблемы и промышленная ботаника». Ботаники отделения (149 членов УБО) за истекший год прочитали 780 лекций, дали 1600 консультаций, провели 1363 экскурсии в ботаническом саду, организовали 15 выступлений по радио и 7 — по телевидению; подготовили к печати 2 монографии: «Антропогенна трансформація флори» (Р. И. Бурда), «Гербициды в декоративных рассадниках и садоводстве» (В. В. Воскобойников).

Харьковское отделение объединяет 12 групп, в которые входит 286 членов УБО. Следует отметить активную работу ботаников Харьковского государственного фармацевтического института в области исследования перспективных лекарственных растений, возбудителей корневой гнили сельскохозяйственных культур, генотипических свойств некоторых растений. Ботаники Харьковского государственного университета выполнили значительный объем работ по изучению состояния водоемов Харьковщины, их микобиоты и альгофлоры. По результатам изучения состояния охраны редких растительных сообществ подготовлены рекомендации, которые переданы в областную инспекцию Госкомприроды. Значительный объем работы выполнили харьковские интродукторы. За истекший год они опубликовали 219 научных и 26 научно-популярных работ, подготовили к печати научно-популярную книгу «Чудесная долина» (Т. А. Догадина, Л. Н. Горелова, И. А. Кривицкий), в которой рассматриваются особенности флоры, растительности и животного мира Северского Донца. Подготовлены к печати сборники «Овощеводство и бахчеводство» и «Овочівництво у відкритому грунті». Сотрудники ботанического сада подготовили 2 проспекта и 5 методических пособий по интродуцированным видам.

Ботаники отделения приняли участие в 7 экологических недельниках, прочитали 496 лекций, провели 292 экскурсии, дали 300 консультаций, организовали 12 выставок, провели 10 выступлений по радио и телевидению.

Ивано-Франковские ботаники (45 членов УБО) по результатам исследования состояния лесов Украинских Карпат подготовили и передали в соответствующие министерства и ведомства докладную записку «О неотложных мероприятиях по улучшению ведения лесного хозяйства в лесах Украинских Карпат», приняли участие в подготовке монографии «Природні ресурси Івано-Франківської області» (В. И. Буняк, Я. Д. Гладун, П. А. Трыбун), «Природа Карпатського національного парку» (П. А. Трыбун). Отделение выступило инициатором создания ботанического сада в г. Ивано-Франковске. В течение года здесь проведено 14 семинаров — школ передового опыта, прочитано 135 лекций, опубликовано 51 научная и 50 научно-популярных статей, проведено 55 экскурсий, организовано 5 выступлений по радио и 3 — по телевидению.

Львовские ботаники (124 члена УБО) при участии Ужгородского, Ивано-Франковского и Черновицкого отделений организовали республиканское совещание, посвященное проблемам изучения и охраны редких, эндемичных, реликтовых и других ценных для народного хозяйства видов флоры Карпат и обсуждению некоторых актуальных вопросов современной фитоценологии. За прошедший год здесь опубликовано 120 научных, 10 научно-популярных статей, монография «Верхнебаденская флора Залесцев» (Н. Я. Шварева), подана в печать монография «Монтанный элемент флоры Украинских Карпат» (К. А. Малиновский).

Ботаники Ужгородского отделения (42 члена УБО) принимали участие в V съезде Словацкого ботанического общества, всесоюзных и республиканских совещаниях и конференциях. За истекший год опубликовано 66 научных и 27 научно-популярных статей, прочитано 378 лекций, проведено 5 выступлений по телевидению и 6 — по радио. По областному телевидению систематически транслируется телеальманах «Шовкова косиця» (В. И. Комендар). Члены УБО принимают участие в работе научно-учебно-производственного объединения «Природа», деятельность которого направлена на выполнение Продовольственной программы.

Ботаники Днепропетровского отделения (112 членов УБО) за истекший год прочитали 155 научно-популярных лекций, опубликовали 175 научных статей, провели 42 экскурсии, подготовили 20 выступлений по телевидению в постоянной программе «Человек и природа».

Полтавские ботаники (31 член УБО, председатель В. Н. Самородов) в 1989 году вместе с зоологами подготовили к печати книгу «Червоний сигнал» о заповедных видах растений и животных Полтавщины, издали путеводитель «Устимівський дендропарк» (В. Н. Самородов и др.), создали первую в области экологическую тропу в г. Полтава (Е. Н. Байрак).

Ботаники Одесского отделения (58 членов УБО, председатель В. Т. Коваль) за отчетный год подготовили к печати «Атлас діатомових водоростей бентоса північно-західної частини Чорного моря і його лиманів» (Н. А. Гусляков и др.), прочитали 103 лекции, опубликовали 38 статей, провели 9 выступлений по радио с освещением вопросов современного состояния и необходимости рационального использования и охраны растительного мира Одесской области.

Житомирское отделение (27 членов УБО, председатель П. В. Лытвак) организовало межвузовскую конференцию по улучшению преподавания физиологии растений и биохимии студентам-заочникам. Члены УБО прочитали 97 лекций по вопросам экологии и охраны природы, опубликовали 33 статьи, провели 17 экскурсий.

Члены УБО Черновицкого отделения (20 членов УБО, председатель В. И. Стефанык) в 1989 году провели всесоюзную научную конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения Д. А. Сабинина; организовали экспедицию «Буковинські Карпати» по изучению экологической обстановки в этом регионе и подготовке мероприятий по улучшению экологической ситуации; прочитали более 130 лекций природоохранной тематики, принимали участие в телепередачах, ведут работы по изданию «Конспекту флори Північної Буковини».

Херсонское отделение (22 члена УБО, председатель М. Ф. Бойко) совместно с Херсонским краеведческим музеем и Познанским университетом (Польша) организовало Первые научные чтения, посвященные памяти И. К. Пачоского. За 1989 год здесь подготовили к печати научно-популярные книги: «Охраняемые растения Херсонщины» (М. Ф. Бойко), «Геологические экскурсии» (А. Ф. Алифанов), «Лекарственные растения в школе» (Н. В. Москов). Ботаники отделения прочитали 50 лекций, провели 120 ботанических экскурсий, опубликовали 13 научных и 12 научно-популярных статей; провели конкурс на лучший школьный заказник, посвященный памяти И. К. Пачоского.

Ботаники Симферопольского отделения (49 членов УБО, председатель В. Г. Мишнев) организовали факультативный семинар для студентов по проблемам охраны растений; ведут постоянные занятия в школе юных биологов; опубликовали сборник «Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте», буклет «Университет — школе», в котором освещены вопросы работы преподавателей-биологов с учениками по экологии. Прочитана 81 лекция, проведено 5 экскурсий, опубликовано 69 статей, организовано 6 выставок, 8 выступлений по телевидению и радио.

Значительную работу по пропаганде ботанических и природоохранных знаний проводят ботаники Каменец-Подольского (76 членов УБО, председатель С. И. Ковальчук) и Волынского (9 членов УБО, председатель В. К. Терлецкий) отделений. Проблемные вопросы, которые рассматривались на заседаниях отделений и групп, преимущественно обусловлены тематикой научно-исследовательских работ соответствующих учреждений и публиковались в плане работы УБО на 1989 год.

Ботаники Асканийской группы (15 членов УБО, уполномоченная Л. Н. Панова) провели мониторинг состояния геофизической среды и биоты Украинского государственного биосферного заповедника «Аскания-Нова». Составлен VII том и заканчивается подготовка VIII тома «Летописи природы». Отдельно следует отметить активную и продуктивную работу асканийских ботаников-интродукторов.

Запорожские ботаники (5 членов УБО, уполномоченная А. А. Смыченко) провели экологическое обучение руководителей предприятий г. Запорожье, подготовили монографию «Функціональна діагностика рослин та екологічний моніторинг» (М. М. Рачковская).

Члены УБО Криворожской группы (13 членов УБО, уполномоченный И. А. Добровольский) изучили динамику растительных сообществ в условиях постоянного техногенного влияния. Установлено, что в условиях высокого уровня загрязнения среды возникают структурные упрощения сообществ, флористическое обеднение фитоценозов, угнетение многих процессов у растений (роста, фотосинтеза, ферментативной активности), ускорена синантропизация растительного покрова.

Мелитопольские ботаники (14 членов УБО, уполномоченный С. П. Черевко) изучали влияние сточных вод на рост и развитие древесных и травянистых растений, а также состояние альгофлоры целинных и окультуренных почв юго-восточной Украины.

Ботаники Нежинской группы (12 членов УБО, уполномоченная И. М. Солдатова) принимали активное участие в совещаниях, конференциях, семинарах по проблемам современного состояния и путей рационального использования и охраны растительного мира; опубликовали 18 статей, прочитали 104 лекции, провели 24 экскурсии.

Члены УБО Нижневоротской группы (7 членов УБО, уполномоченный С. С. Лыщук) за прошедший год опубликовали 6 научных и 11 научно-популярных статей; принимали участие в работе 16 семинаров, конференций и совещаний.

Сумские ботаники (27 членов УБО, уполномоченный Ю. А. Злобин) провели научно-практическую конференцию, посвященную экологическому воспитанию населения Сумщины; начали изучение ресурсов лекарственных растений области; прочитали 237 лекций, опубликовали 40 научных и 7 научно-популярных статей, провели 5 выступлений по радио и телевидению. Издано научно-методическое пособие «Принципы и методы изучения ценотических популяций растений» (Ю. А. Злобин), в котором освещены вопросы современного состояния учения о ценопопуляциях растений.

Ботаники Тернопольской группы (16 членов УБО, уполномоченный С. В. Зелинка) провели геоботанические и флористические исследования склонов Толрового кряжа и разработали мероприятия по охране их от ветровой эрозии. Разработали рекомендации по реконструкции гидробиоты Тернопольского озера с целью его очистки. Провели инвентаризацию дендрофлоры Тернополя и старых парков области. Активно работали тернопольские физиологи и морфологи. За 1989 год здесь прочитаны 124 лекции, опубликованы 22 научные и 2 научно-популярные статьи, проведено 47 экскурсий.

Черкасские ботаники (6 членов УБО, уполномоченный И. Г. Дерий) в прошлом году опубликовали 15 научных статей и тезисов, прочитали 72 ботанические научно-популярные лекции, провели 34 экскурсии.

Ботаники Хомутовской группы (11 членов УБО, уполномоченная Л. Ф. Генова) прочитали 8 научно-популярных лекций, провели 201 экскурсию, опубликовали 8 научных и научно-популярных статей.

На 34 заседаниях 7 секций Киевского отделения заслушано 50 научных докладов по вопросам флоры и растительности, микологии, фитопатологии, альгологии, экологии, дендрологии, физиологии, цитологии и эмбриологии растений, тематика которых освещена в плане работы УБО на 1989 год. Прочитано 150 лекций, опубликовано 268 научных и 59 научно-популярных статей. Опубликованы монографии, книги, справочники: «Екологія соснових лісів» (В. К. Мякушко, Ф. В. Вольвач, П. Г. Плюта), «Лекарственные растения в гастроэнтерологии» (Т. В. Зинченко, И. В. Стахив, Т. Я. Мякушко и др.), «Водоросли» (С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева и др.), «Пряно-ароматические и пряно-вкусовые растения» (Л. Г. Дудченко, А. С. Козьяков, В. В. Кривенко), «Рослини мандрівники» (В. В. Протопопова), «Мучнисторосяные грибы» (В. П. Гелюта). Подано в печать: «Стежинами червоноі книги» (В. Г. Собко), «У світі рослин» (Б. В. Заверуха), «Барви землі» (Б. В. Заверуха, А. А. Топачевский) «Лікарські рослини» (И. И. Перевозченко, Б. В. Заверуха, Т. Л. Андриенко), «Бур'яни України» (Д. Н. Доброчаева, Б. В. Заверуха, В. В. Протопопова, В. Д. Савицкий), «Синантропная флора Украины и пути ее развития» (В. В. Протопопова).

На четырех заседаниях Президиума Украинского ботанического общества рассматривались организационные вопросы, предложения членов Общества, велся прием новых членов УБО, заслушивались и обсуждались проблемные доклады ведущих ботаников. В декабре 1989 года проводилось расширенное заседание Президиума и Киевского отделения УБО, на котором заслушаны проблемные доклады: «Научные основы охраны раритетного фитогенофонда Украины» (Б. В. Заверуха) и «Почва — компонент биосферы. Рациональное использование и охрана» (А. П. Травлеев). Обсуждались вопросы организации новых секций в составе Киевского отделения, программы их деятельности. Принято решение об учреждении секций: «Интродукция растений», руководитель д. б. н. Т. М. Черевченко и «Преподавание ботаники в высшей и средней школе», руководитель д. б. н., профессор В. И. Чопик. Утверждена новая группа УБО — Каневская, руководитель к. б. н. Ю. А. Войтюк.

Президиум УБО принял решение практиковать командировки ведущих ученых-ботаников для оказания помощи в чтении лекций, проведении открытых платных диспутов в группах и отделениях Общества. Благодаря ходатайству ботаников Совет Министров УССР принял постановление «О создании Медоборского заповедника» (общая площадь более 10 тыс. га) с филиалом «Кременецкие горы» (более 1 тыс. га); Советом Министров УССР и Госкомприродой УССР утверждено создание Кременецкого городского ботанического сада.

Б. В. Заверуха, В. Н. Минарченко.

Институт ботаники АН УССР
Киев

Получено 4 IV 1990

CONTENTS

Page

Desnizky A. G. Mechanisms and evolutionary aspects of ontogeny of the genus *Volvox* (*Chlorophyta, Volvocales*) 657
Tsvelev N. N. On the genomic criterion of genera in higher plants 669
Vishnyakova M. A. The role of stigma and style in pollen-pistil interaction in *Trifolium pratense* (*Fabaceae*) 677
Sviridenko B. F. Life forms of flowering hydrophytes of the Northern Kazakhstan 687
Didukh Ya. P., Plouta P. G., Karkutsiev G. N. An attempt of phytoindication of ecological regimes in the ecotopes ot the Vorskla river valley 699

SOMMUNICATIONS 710

Lubyagina N. P., Lapteva N. P. *Stelleropsis altaica* (*Thymelaeaceae*) a rare species ot the Siberian flora (Biology and plant introduction) 710
Ponomarenko V. V. On a little-known species *Malus asiatica* (*Rosaceae*) 715
Golub V. B., Losev G. A. The aquatic and hydrophytic vegetation of the Volga-Akhtuba flood plain and the Volga-delta in the Braun-Blanquet classification system 720
Sekretareva N. A. The characterization of shrubby willow associations of meadow-tundra type (the east of the Chukotka peninsula) 728

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 740

Dombrovskaja A. V. *Stereocaulon lambii* (*Lichenes, Stereocaulaceae*), a new species from Kamchatka 740
Lupikina E. G., Khursevich G. K., Rubina N. V. The taxonomic status of the genus *Undatodiscus* (*Bacillariophyta*) 743
Bogoutdinova T. R. A new species of the genus *Teucrium* (*Lamiaceae*) from Moldova 745

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 747

Gendels T. V., Budantsev L. Yu. The study of the variability of blade form in *Populus deltoides* (*Salicaceae*) using numerical index 747
Osipov S. V. The quantitative index of the species participation in a plant community based on the projective cover and height 752

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 759

Boiko M. F. Rare species of bryoflora of the steppe zone of the european part of the USSR . . . 759
Golubev V. N. On two rare associations of the herbaceous vegetation of the mountain Crimea 760

CHROMOSOME NUMBERS 769

Lavrenko A. N., Serditov N. P. Chromosome numbers in some plant species of the south-west of the Komi ASSR 769

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 772

Teslenko Yu. V. (*A review*). A. N. Krishtofovich and the development of palaeofloristics and stratigraphy in the USSR 772
Manyko Yu. I. *Helmut Schmidt-Vogt.* The Spruce. Vol. 2/2. 1989. 774
Mirkin B. M. *Zlobin Yu. A.* The principles and methods of plant coenopopulation investigation. 1989. 778
Volkova E. A., Fedorova I. T. (*A. review*). Atlas of Australian Resources. Vol. 6. Canberra, 1990 782

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 786

Zaverukha B. V., Minarchenko V. N. The Ukrainian Botanical Society in 1989 786

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Десницкий А. Г. Механизмы и эволюционные аспекты онтогенеза рода *Volvox* (*Chlorophyta, Volvocales*) 657
Цвелев Н. Н. О геномном критерии родов у высших растений 669
Вишнякова М. А. Роль рыльца и столбика во взаимодействии пыльцы с пестиком у *Trifolium pratense* (*Fabaceae*) 677
Свириденко Б. Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана . . . 687
Дидух Я. П., Плюта П. Г., Каркуциев Г. Н. Опыт фитоиндикации экологических режимов экотопов долины р. Ворсклы 699

СООБЩЕНИЯ 710

Лубягина Н. П., Лаптева Н. П. *Stelleropsis altaica* (*Thymelaeaceae*) — редкий вид флоры Сибири. (Биология, интродукция) 710
Пономаренко В. В. О малоизвестном виде *Malus asiatica* (*Rosaceae*) 715
Голуб В. Б., Лосев Г. А. Водная и водно-болотная растительность Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги в системе классификации Браун-Бланке 720
Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив луговинно-тундрового типа (восток Чукотского полуострова) 728

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 740

Домбровская А. В. *Stereocaulon lambii* (*Lichenes, Stereocaulaceae)* — новый вид с Камчатки . 740
Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К., Рубина Н. В. Таксономическое положение рода *Undatodiscus* (*Bacillariophyta*) 743
Богоутдинова Т. Р. Новый вид рода *Teucrium* (*Lamiaceae*) из Молдовы 745

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 747

Генделье Т. В., Буданцев Л. Ю. Изучение изменчивости формы листовой пластинки *Populus deltoides* (*Salicaceae*) с помощью числового индекса 747
Осипов С. В. Количественный показатель участия вида в растительном сообществе на основе проективного покрытия и высоты 752

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 759

Бойко М. Ф. Редкие виды бриофлоры степной зоны европейской части СССР 759
Голубев В. Н. О двух редких сообществах травяной растительности горного Крыма . . . 767

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 769

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П. Числа хромосом некоторых видов растений юго-запада Коми АССР 769

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 772

Тесленко Ю. В. (*Рецензия*). А. Н. Криштофович и развитие отечественной палеофлористики и стратиграфии 772
Манько Ю. И. *Хельмут Шмидт-Фогт.* Ель. Т. 2/2. 1989 774
Миркин Б. М. *Злобин Ю. А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. 1989 778
Волкова Е. А., Федорова И. Т. (*Рецензия*). Атлас ресурсов Австралии. Т. 5. Растительность. 1990 782

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 786

Заверуха Б. В., Минарченко В. Н. Украинское ботаническое общество в 1989 году 786

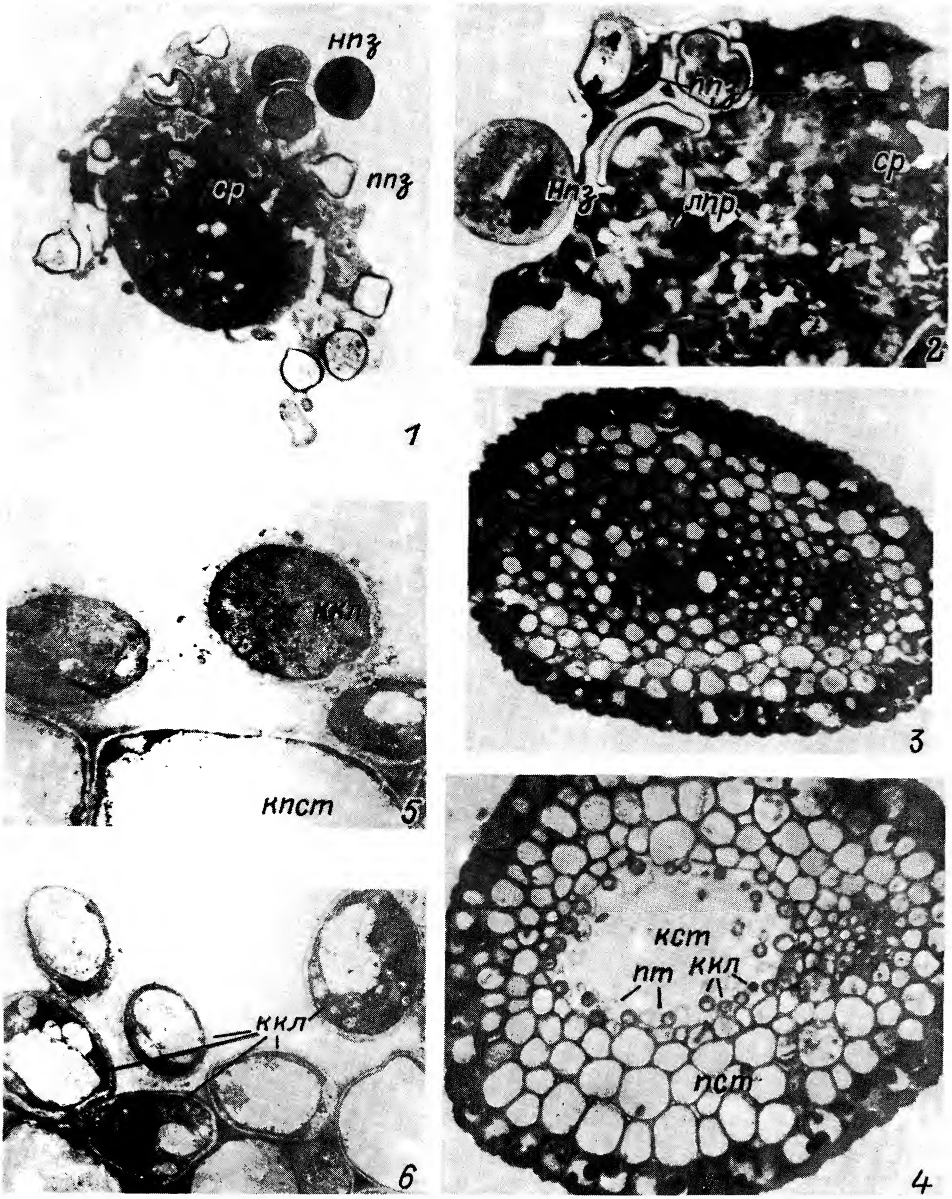


Таблица I. Рыльце (*1, 2*) и столбик (*3—6*) пестика клевера лугового на полутонких и тонких срезах.

1, 2 — прорастание пыльцевых зерен в секрете рыльца, ×560, ×1260; *3* — подрыльцевая (терминальная) часть столбика, начало канала столбика, ×560; *4* — канал в расширенной части столбика, ×560; *5, 6* — фрагменты полости канала столбика с обрамляющими его канальцевыми клетками, ×4000. *ккл* — канальцевые клетки, *кпст* — клетка паренхимы столбика, *кст* — канал столбика, *лпр* — лизигенные полости рыльца, *нпа* — непроросшее пыльцевое зерно, *ппа* — проросшее пыльцевое зерно, *пст* — паренхима столбика, *пт* — пыльцевые трубки, *ср* — секрет рыльца.

К ст. М. А. Вишняковой, с. 679

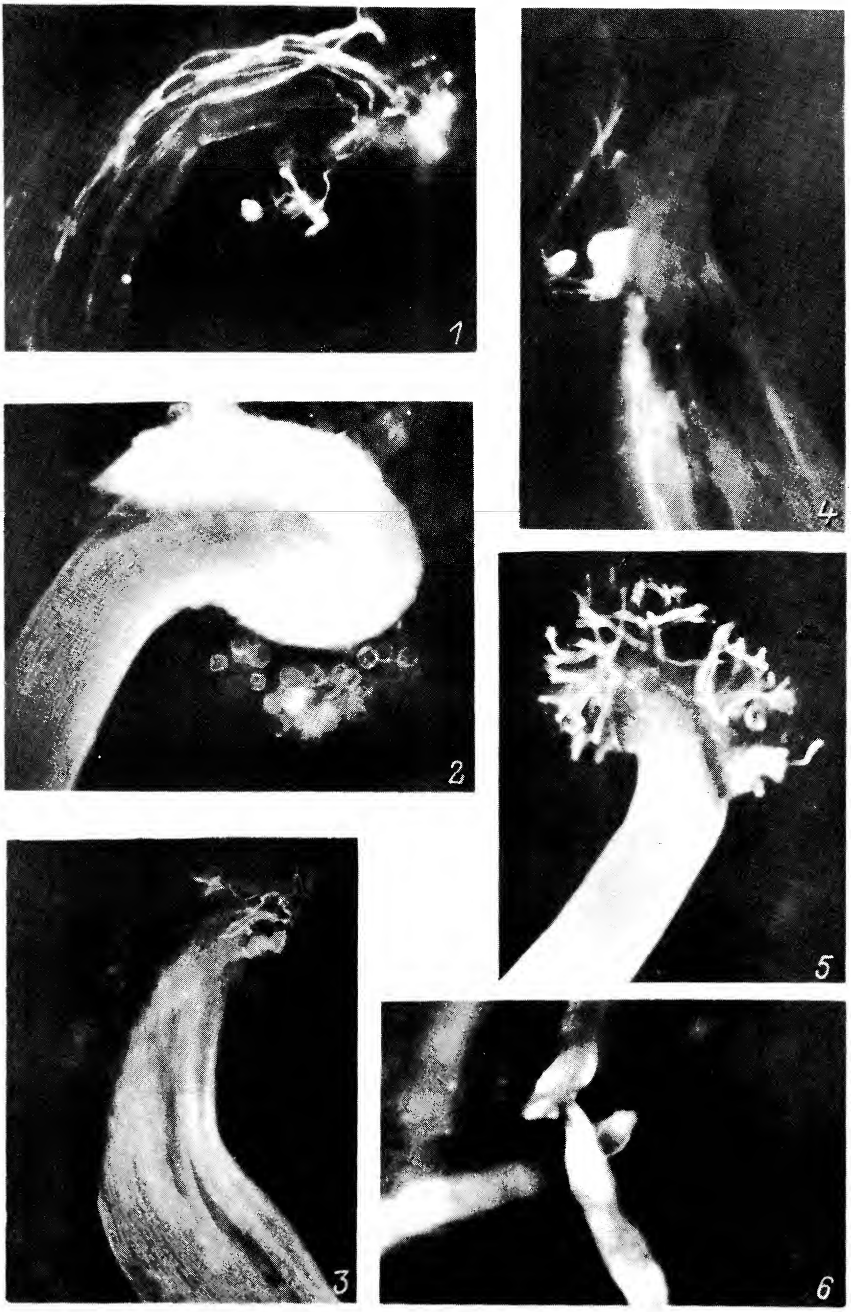


Таблица II. Взаимодействие пыльцевых зерен и пыльцевых трубок с пестиком клевера при наблюдении в люминесцентном микроскопе.

1 — прорастание пыльцевых зерен на рыльце и рост пыльцевых трубок в терминальной части столбика (свободное опыление), ×100; *2* — отсутствие прорастания пыльцевых зерен, нанесенных на рыльце (рыльце до опыления обработано 10%-ным раствором сахарозы), ×100; *3* — остановка роста пыльцевых трубок в рыльце (свободное опыление), ×100; *4* — ненаправленный рост пыльцевых трубок на уродливом рыльце, ×90; *5* — неориентированный рост и ингибирование роста пыльцевых трубок в рыльце (рыльце обработано раствором конканавалина А через 5—6 ч после опыления), ×90; *6* — тот же препарат, видны отдельные пыльцевые трубки, ×260.

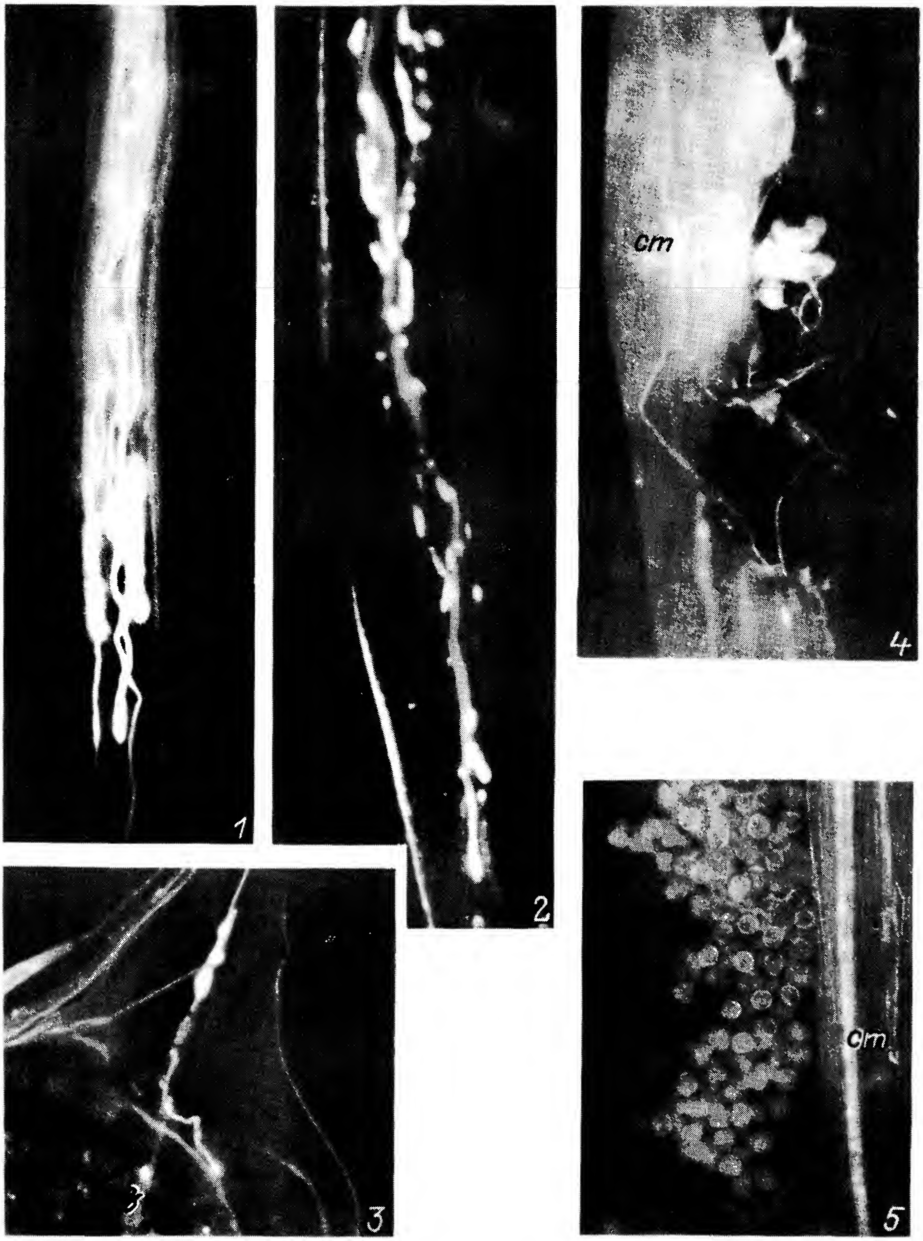


Таблица III. Рост пыльцевых трубок в столбике (*1—3*) и взаимодействие пыльцевых зерен со столбиком пестика (*4, 5*) при наблюдении в люминесцентном микроскопе.

1 — ингибирование роста пыльцевых трубок в столбике (принудительное самоопыление), ×150; *2* — ингибирование роста пыльцевых трубок в столбике после принудительного самоопыления в бутоне, ×120; *3* — ингибирование роста пыльцевых трубок в завязи (свободное опыление), ×75; *4* — прорастание пыльцевых зерен на поврежденном столбике, ×120; *5* — отсутствие прорастания пыльцы, помещенной на боковую поверхность столбика, ×90. *з* — завязь, *ст* — столбик.

К ст. Е. Г. Лупикиной, Г. К. Хурсевич, Н. В. Рубиной, с. 744

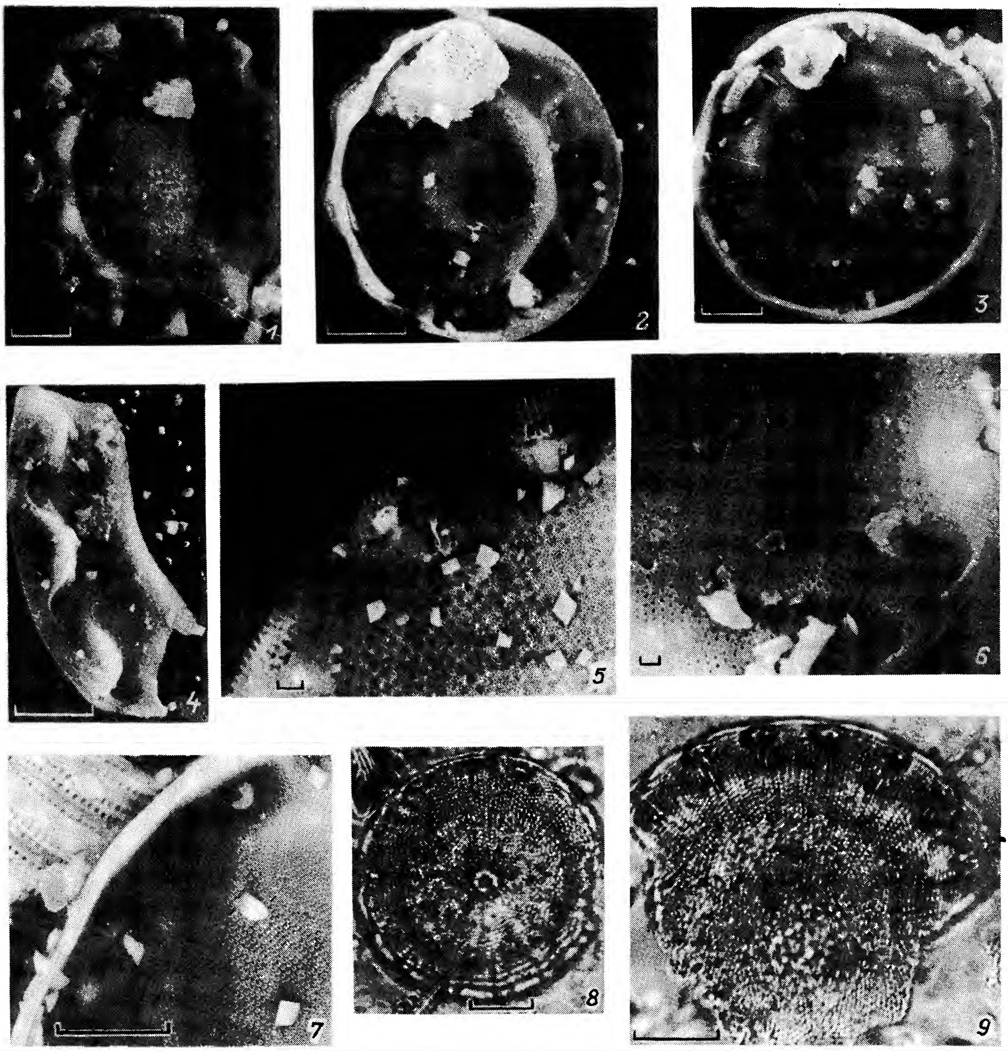


Таблица.

1—4, 7 — Undatodiscus variabilis: 1 — структура наружной поверхности створки с кольцом куполообразных выпуклостей по периферии лицевой части створки; *2, 3* — структура внутренней поверхности створки с краевым кольцом двугубых выростов; *4* — фрагмент наружной поверхности створки с куполообразными выпуклостями; *7* — фрагмент внутренней поверхности створки с двугубыми выростами и ложным узелком. *5, 6, 8, 9 — Undatodiscus tubiformis: 5* — фрагмент наружной поверхности створки со сплошным крибрумом и тонкостенным трапециевидным выростом с крибральной структурой, пронизанным трубкой двугубого выроста; *6* — фрагмент внутренней поверхности створки с двугубым выростом; *8* — общий вид створки; *9* — фрагмент створки (*1—7* — СЭМ; *8, 9* — СМ).

Масштабная линейка: *1—4, 7—9* — 10 мкм; *5, 6* — 1 мкм.

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 5. 657—792.*